SHOUT
SHARE
IT

S.41 b.

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVII. N° 1.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — N° 1
[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XVII et XVIII]

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Avril 1913.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. .... 30 fr.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT
L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE
M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

PARIS
MASSON ET C^ie^, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1913

Droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés.

ÉNERGIE ASSIMILATRICE CHEZ LES PLANTES

CULTIVÉES SOUS DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS

Par Edmond ROSÉ

INTRODUCTION

Différents auteurs se sont occupés soit de la structure, soit de l'énergie assimilatrice de plantes ou de feuilles développées à des intensités lumineuses différentes. La plus grande partie des travaux entrepris dans cette voie jusqu'à ces temps derniers comportaient des expériences effectuées à des éclairements peu nombreux, généralement deux, et d'intensités très éloignées : ombre et soleil.

Dans un travail récent, Raoul Combes (1) a repris l'étude de l'action de la lumière chez les plantes, en se servant d'intensités lumineuses intermédiaires allant du soleil à l'ombre très épaisse ; il a ainsi constaté les modifications de structure, non seulement chez la plante adulte, mais aussi chez cette même plante aux différents stades de son développement. Il a mis en évidence la notion de variation des optima lumineux ; ces optima sont variables non seulement avec les espèces, mais, dans une même espèce, aux différents stades du développement de l'individu.

Le but de ce travail est d'étudier et de comparer les variations de l'énergie assimilatrice pour des feuilles développées à une série d'intensités lumineuses différentes et de mettre en évidence les relations existant entre ces variations et celles qui se produisent dans la structure anatomique de ces organes.

---

(1) Raoul Combes, Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développemnent (*Ann. des Sc. nat. botanique,* 9^e série, t. XI).

J'ai utilisé les dispositifs si pratiques imaginés par Raoul Combes, au moyen desquels on obtient — à partir de la lumière solaire directe — une série décroissante d'intensités lumineuses.

Le Plan suivi dans ce travail est le suivant :

Après un court exposé des recherches principales qui ont eu pour but d'étudier les relations existant entre la structure anatomique et la fonction assimilatrice chez des feuilles de végétaux développés dans des conditions différentes d'éclairement, se trouvent indiqués les procédés employés pour réaliser les cultures à des intensités lumineuses différentes et pour déterminer les valeurs relatives de ces intensités.

Un premier chapitre est consacré à l'étude des variations de la substance fraîche et de la substance sèche des plantes, des caractères morphologiques internes ou externes des feuilles ainsi que de la plante entière, et enfin à l'étude de la variation de la concentration de la chlorophylle dans les feuilles.

Dans un second chapitre sont décrits la méthode et les appareils utilisés pour l'étude physiologique qui constitue la partie principale de ce travail.

L'exposé des recherches relatives à l'énergie assimilatrice commence par l'étude des valeurs comparées de l'assimilation des différentes feuilles *aux différents éclairements* sous lesquels elles se sont développées. Cette partie fait l'objet du chapitre III.

Dans le chapitre IV a été étudiée l'assimilation à *un même éclairement* intense de feuilles développées sous *différents éclairements* ; l'éclairement employé pour l'assimilation de ces feuilles a été *la lumière solaire directe.*

Les expériences ont porté sur les deux espèces végétales suivantes : *Pisum sativum* et *Teucrium Scorodonia* ; la manière d'être particulière de ces deux espèces est ainsi mise en évidence dans les chapitres III et IV.

Le chapitre V a été réservé à l'exposé d'expériences complémentaires destinées à mettre en relief certaines relations existant entre l'énergie assimilatrice d'une feuille et sa structure.

En particulier, l'énergie assimilatrice de feuilles développées à un éclairement différent est mesurée sous l'intensité lumineuse représentant l'éclairement le plus faible auquel une de ces feuilles s'est développée.

Ce mémoire se termine par un résumé des résultats obtenus et l'exposé des conclusions auxquelles ces résultats peuvent conduire.

Les recherches qui font l'objet de ce travail ont été effectuées au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. Je me fais un plaisir d'adresser à M. Gaston Bonnier, Directeur de ce laboratoire, l'hommage de ma reconnaissance pour son aimable accueil et les précieux conseils qu'il m'a prodigués. Je prie M. Léon Dufour, Directeur adjoint, d'agréer tous mes remerciements pour la sympathie qu'il m'a témoignée et son aide obligeante de chaque jour.

Je dois aussi des remerciements particuliers à M. Urbain, professeur à la Sorbonne, qui m'a très aimablement facilité les recherches de colorimétrie qui se trouvent exposées dans une partie de ce travail. Enfin mon ami M. Raoul Combes me permettra de lui dire ici combien j'ai été sensible à l'aimable empressement qu'il a mis à me faire profiter de son expérience de la question et des nombreux renseignements qu'il m'a fournis même au plus fort de ses occupations et recherches personnelles.

HISTORIQUE

Dans sa thèse « Détermination des intensités lumineuses optima, pour les végétaux aux divers stades du développement », Raoul Combes a fait un historique remarquablement complet de l'influence de la lumière sur les végétaux, tant au point de vue de la morphologie qu'à celui des fonctions physiologiques.

Nous ne referons pas ici cet historique et noterons simplement, pour le sujet qui nous occupe, que les premières recherches faites par Stahl et les autres botanistes allemands ont mis en évidence les différences anatomiques qui se manifestent chez les végétaux suivant qu'ils se développent au soleil ou à l'ombre; mais dans ces conditions, d'ailleurs réalisées dans la nature, deux facteurs au moins interviennent : l'intensité lumineuse et l'état hygrométrique.

Léon Dufour (1), dans ses expériences, a isolé le facteur lumière ; ce facteur seul variait, les autres conditions restant toutes égales. Il disposait de deux intensités lumineuses, la lumière solaire directe et la lumière diffuse existant à l'ombre d'un écran.

Une coupe transversale de feuille de fraisier par exemple, développée au soleil, comparée à une même feuille développée à l'ombre, montre une épaisseur totale plus grande, un tissu palissadique plus développé, des fibres et vaisseaux du bois plus nombreux, la cuticule de l'épiderme plus épaisse, les stomates plus nombreux.

D'une façon générale tous les tissus sont plus différenciés au soleil qu'à l'ombre et le trait caractéristique des feuilles formées au soleil est le grand développement de l'appareil chlorophyllien. Telles sont les conclusions de Léon Dufour.

Quittant le point de vue anatomique pour la physiologie, Géneau de Lamarlière (2) a comparé la valeur de l'assimilation chlorophyllienne à une même intensité lumineuse et à une même température chez des feuilles développées à l'ombre et au soleil.

Il a conclu que la valeur de l'assimilation chlorophyllienne des feuilles développées en pleine lumière est toujours plus grande que celle des feuilles développées à l'ombre.

On trouve dans l'ouvrage de Griffon (3) sur l'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes, après l'analyse des travaux de Lamarlière, la phrase suivante : « Ajoutons que cette question si importante des optima de lumière pour le phénomène assimilateur a besoin d'être reprise. Il faudrait pouvoir disposer facilement d'intensités lumineuses variées et définies, afin de faire un grand nombre d'expériences très précises et d'étendre les recherches à des représentants de tous les types biologiques végétaux. »

---

(1) Léon Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles (*Ann. des Sc. natur.*, 7^e^ série, t. V, 1887).

(2) Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue génér. de botanique*, t. IV).

(3) L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. Collection scientifique. Georges Carré et C. Naud, éditeurs.

Les recherches qui suivent répondent en partie aux desiderata de Griffon. Le dispositif de Raoul Combes, qui a été utilisé ici, donne en effet des intensités lumineuses variées; d'autre part, nous verrons que nous avons cherché à définir ces intensités ; enfin nous avons fait un certain nombre d'expériences et si nous nous sommes limité à deux espèces végétales, ces espèces représentent deux types biologiques différents.

TECHNIQUE DES CULTURES

Description des tentes abris.

La technique employée pour la culture à des intensités lumineuses différentes est, nous l'avons dit, celle de Raoul Combes (1). Elle consiste essentiellement dans l'emploi de tissus à mailles plus ou moins serrées et à fils plus ou moins gros qui arrêtent de la lumière solaire une quantité proportionnelle à la petitesse des mailles et à la grosseur des fils.

Ces tissus sont appliqués sur une charpente en bois et l'ensemble constitue des abris à l'intérieur desquels les cultures peuvent être effectuées. Une disposition ingénieuse permet la libre circulation de l'air, tout en empêchant l'arrivée de toute lumière directe non atténuée.

On a réalisé ainsi, y compris la lumière solaire, cinq degrés d'éclairement.

Quelle est l'intensité lumineuse qui parvient sous chacun des abris? Raoul Combes l'a mesurée au moyen du photomètre de Vidal et comparée à celle de la lumière qui traverse une lame de verre de 5 millimètres d'épaisseur. Il appelle α la lumière absorbée par cette lame de verre et trouve que les quatre toiles employées arrêtent respectivement les quantités de lumière suivantes :

56 α pour la toile aux mailles les plus serrées ;
22 α pour la deuxième toile ;
16 α pour la troisième toile ;
2 α pour la toile aux mailles les plus lâches.

---

(1) *Loc. cit.*

Représentons l'éclairement direct fourni par la lumière solaire par le chiffre romain V, nous aurons, par l'emploi de ces toiles, les éclairements suivants :

$\mathrm{I} = \mathrm{V} - 56\,\alpha$
$\mathrm{II} = \mathrm{V} - 22\,\alpha$
$\mathrm{III} = \mathrm{V} - 16\,\alpha$
$\mathrm{IV} = \mathrm{V} - 2\,\alpha$
V = lumière solaire directe.

Par l'emploi de la technique qui vient d'être rappelée, les facteurs température et humidité sont conservés identiques sous les divers éclairements, et cela rigoureusement pour les quatre premiers éclairements (les seuls employés) ainsi qu'en peuvent faire foi les chiffres consignés dans le tableau ci-dessous.

Pour dresser ce tableau, des observations de la température et de l'état hygrométrique ont été faites de la manière suivante : chaque jour et trois fois par jour, à 8 heures, 12 heures et 18 heures, nous avons pris sous chaque abri la température et l'état hygrométrique. Les chiffres observés et inscrits ont été totalisés à la fin de chaque mois et les totaux divisés par le nombre de jours du mois; nous avons ainsi obtenu des moyennes pour chaque mois et pour chaque abri aux différentes heures d'observation.

Moyenne de la température et de l'état hygrométrique pendant les mois de juin et juillet.

MOIS et HEURES d'observation.	TEMPÉRATURE					ÉTAT HYGROMÉTRIQUE				
	ÉCLAIREMENTS					ÉCLAIREMENTS				
	I.	II.	III.	IV.	V.	I.	II.	III.	IV.	V.
Juin... 8 heures.	16,0	17 »	17,1	17,3	17,8	91	92	91	89	88
Juin... 12 heures.	19,8	20,9	20,6	20,8	20,9	88	85	84	83	82
Juin... 18 heures.	18,7	20 »	19,4	19,7	19,1	89	88	87	85	84
Juillet. 8 heures.	17,2	17,1	17,2	17,6	17,6	89	89	88	87	87
Juillet. 12 heures.	20,4	20,6	20,9	21,2	20,7	84	83	78	78	78
Juillet. 18 heures.	18,4	18,8	18,9	18,7	18,2	87	87	85	85	86
Totaux.....	110,5	114,4	114,1	115,3	114,3	528	524	513	507	505
Moyenne de la journée pour les 2 mois considérés.	**18,4**	**19,1**	**19 »**	**19,2**	**19,1**	**88**	**87,3**	**85.5**	**84,5**	**84,2**

Ce sont ces moyennes qui sont inscrites pour juin et juillet 1910. De plus, nous les avons totalisées et nous en avons tiré pour les deux mois d'observations une sorte de moyenne de la température et de l'état hygrométrique de la journée.

Aux données apportées par ce tableau, il faut ajouter le nombre des journées ensoleillées ; elles ont été seulement de treize en juin et de douze en juillet. Cette faible proportion de journées ensoleillées s'est continuée jusqu'au 15 août, c'est-à-dire pendant toute la durée du développement des plantes en expérience. La lumière totale reçue a donc été notablement inférieure à celles des années moyennes et il faut tenir compte de ce fait dans l'interprétation des résultats qui seront rapportés.

VALEUR DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE SOUS LES DIFFÉRENTES TOILES EN FONCTION DE LA LUMIÈRE SOLAIRE REÇUE.

En représentant les valeurs des éclairements sous les différentes toiles par les expressions :

$$\beta - 56\,\alpha$$
$$\beta - 22\,\alpha$$
$$\beta - 16\,\alpha$$
$$\beta - 2\,\alpha$$

et β pour les plantes cultivées à la lumière solaire directe (expressions dans lesquelles β est une valeur variable et α une constante, et où β n'est pas exprimable en fonction de α), il n'est possible de connaître ni les valeurs absolues de chacun de ces éclairements, ni leurs valeurs relatives par rapport à l'un d'entre eux. Il y a là cependant une notion importante à acquérir, notion qui nous fixerait entre autres sur les écarts de lumière qu'une plante donnée peut accepter, sur sa capacité d'adaptation à une variation de lumière.

C'est grâce à l'extrême obligeance de M. L. Dufour, directeur adjoint du laboratoire de Fontainebleau, que j'ai pu aborder avec fruit cette partie de mon travail.

La technique employée a été celle établie par Wiesner et exposée en détail dans son ouvrage « Lichtgenuss der Pflanzen (1) ».

---

(1) WIESNER, I. v. Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuss der Pflanzen Wien (*Sitzb. Akad.*), 1911.

Voici, en quelques mots, en quoi elle consiste.

La méthode de Wiesner est basée sur la loi de Bunsen et Roscoë :

Pour des noircissements égaux de deux papiers photographiques identiques exposés à deux lumières différentes, les intensités des deux lumières sont inversement proportionnelles aux durées des expositions :

$$\frac{I}{I'} = \frac{t'}{t} \qquad \text{d'où} \qquad I' = \frac{It}{t'}.$$

Si l'on fait I = 1 et t = 1, on a : $I' = \frac{1}{t'}$ et, dans le cas de *t* seulement égal à l'unité, on a :

$$I' = \frac{I}{t'};$$

ce qui représente que la valeur d'une intensité lumineuse donnée I′ est égale à celle d'une autre intensité lumineuse I — représentée par un noircissement donné acquis en une seconde — divisée par le temps t′ que le papier photographique exposé à l'intensité lumineuse I′ aura mis à acquérir ce même noircissement. C'est cette dernière formule qui sera appliquée dans les déterminations d'intensité lumineuse que nous aurons à effectuer.

D'autre part I = 1 est l'unité d'intensité lumineuse ; c'est l'intensité nécessaire pour produire en une seconde, sur un papier photographique dit normal, un ton appelé ton normal.

Elle représente très sensiblement la lumière totale du jour à midi par un ciel non couvert, à Vienne, dans les premiers jours de mai.

Le papier normal est le papier photographique ordinaire successivement trempé, à l'abri de la lumière, d'abord dans une solution à 3 p. 100 de chlorure de sodium, puis dans une solution d'azotate d'argent à 12 p. 100.

Le ton normal est d'une préparation beaucoup plus délicate, il est obtenu par un mélange intime d'oxyde de zinc chimiquement pur et de noir de fumée le plus pur possible. Le tout, dit Wiesner, forme une fine poudre grise que l'on incorpore à de la gélatine et que l'on étend sur un mince carton blanc.

Au moyen de ce ton normal et en appliquant les formules citées plus haut, on peut exprimer par des chiffres les intensités lumineuses chimiques et ainsi obtenir une série d'autres tons d'intensités déterminées. Ces divers tons constitueront une échelle d'intensités lumineuses; on pourra y choisir le terme de comparaison favorable pour la détermination que l'on aura à effectuer.

Pour déterminer une intensité lumineuse il faut :

Un chronomètre;

Un petit appareil spécial, mais de fabrication facile, appelé insolateur ;

Une série de tons sur carton d'intensités déterminées ;

Du papier photographique spécialement préparé.

Muni de ce matériel, nous avons procédé de la façon suivante :

Dans la chambre noire, le papier photographique était découpé en bandes ayant 1 centimètre de largeur et 4 à 5 centimètres de longueur. Ces bandes étaient [introduites dans l'insolateur entre deux tons appropriés d'intensités différentes. Le tout, maintenu à l'abri de la lumière, était porté au point où l'on voulait mesurer l'intensité lumineuse. A ce moment l'appareil était découvert, le papier sensible atteignait la teinte du ton le plus faible, puis celle du ton le plus fort ; le chronomètre donnait les temps après lesquels ces divers tons étaient obtenus. En appliquant la formule $I' = \frac{I}{t'}$ on obtenait l'intensité lumineuse cherchée.

L'emploi de deux tons pour mesurer une intensité lumineuse, présente l'avantage d'offrir une vérification :

En effet, l'intensité représentée par les deux tons, divisée par les temps respectifs nécessaires pour les obtenir, doit donner sensiblement le même nombre, c'est-à-dire la valeur de l'intensité lumineuse au point considéré.

Le choix des tons pour la mesure d'une intensité lumineuse doit être fixé par la valeur approximative de l'intensité à mesurer; on emploiera des tons d'autant plus faibles que la valeur de la luminosité est moindre. Il faut éviter d'avoir « t' » trop grand ou trop petit.

Voici un exemple de détermination qui donnera une idée de l'exactitude de la méthode. La même intensité lumineuse a été mesurée successivement (soit à quelques minutes d'intervalle) par deux observateurs à l'aide de deux tons différents ; les résultats obtenus sont les suivants.

Premier observateur. — Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 5,53 : $t' = 11$ secondes.

Appliquons la formule :

$$I' = \frac{I}{t'}; \qquad \text{d'où} \qquad I' = \frac{5,53}{11} = 0,49\,;$$

Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 12,52 : $t' = 26$ secondes.

$$\text{d'où} \qquad I' = \frac{12,52}{26} = 0,48$$

Deuxième observateur. — Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 5,53 : $t' = 11$ secondes.

$$\text{d'où} \qquad I' = \frac{5,53}{11} = 0,49.$$

Temps nécessaire pour obtenir le ton d'intensité 12,52 : $t' = 28$ secondes.

$$\text{d'où} \qquad I' = \frac{12,52}{28} = 0,45.$$

La moyenne des quatre valeurs de I' obtenues est :

$$\frac{0,49 + 0,48 + 0,49 + 0,45}{4} = 0,48$$

La méthode pour notre cas particulier est très suffisamment exacte. Elle est commode, rapide et n'exige qu'une éducation de l'œil assez facile à acquérir. Son emploi dans la détermination des intensités lumineuses que l'on utilise pour la mesure de l'assimilation chlorophyllienne apporterait une précision de plus à ces mesures et permettrait de pousser un peu plus avant l'analyse du phénomène.

Nous n'avons pu employer la méthode de Wiesner à ce dernier point de vue dans notre travail, mais nous l'avons utilisée pour la détermination des quantités de lumière relatives reçues par les plantes en expérience sous chacun des abris. Nous donnons ci-dessous ces intensités.

La détermination a été faite le 4 septembre 1911 entre 10 h. 15 et 11 h. 45 du matin avec une lumière solaire légèrement atténuée et d'une façon constante par des nuages blancs.

Les intensités obtenues en fonction de l'unité choisie plus haut sont les suivantes :

Lumière solaire directe β ou éclairement V à 10 h. 45 (commencement de l'expérience)	0,61	moyenne 0,62
Lumière solaire directe β ou éclairement V à 11 h. 45 (fin de l'expérience)	0,63	
Toile β — 2 α éclairement IV		0,48
— β — 16 α — III		0,32
— β — 22 α — II		0,21
— β — 56 α — I		0.068

Si l'on représente l'intensité 0,62 de la lumière solaire directe par le nombre 100, les valeurs des intensités aux autres éclairements seront les suivantes :

Éclairement I =	11
— II =	34
— III =	52
— IV =	77
— V =	100

ce qui revient sensiblement à ceci, l'éclairement V étant égal à 1 :

L'éclairement I est égal à	1/9
— II —	1/3
— III —	1/2
— IV —	3/4

Nous avons ainsi les quantités relatives de lumière mises à la disposition des plantes sous les différents abris.

Différents travaux sur l'influence de la lumière ayant été exécutés en comparant des végétaux développés à l'ombre d'un écran et au soleil, il nous a paru intéressant de calculer la valeur de l'intensité lumineuse à l'ombre d'un mur comparativement à celle d'un espace recevant la lumière solaire directe.

Nous avons trouvé les résultats suivants :

1re expérience. Intensité de la lumière solaire directe. 0,70
— Intensité à l'ombre d'un mur......... 0,26 soit $\frac{33}{100}$

2e expérience. Intensité de la lumière solaire directe. 0,54

— Intensité à l'ombre d'un mur....... 0,18 soit $\frac{30}{100}$

Avec la lumière solaire considérée, l'intensité lumineuse à l'ombre d'un mur est de :

$$\frac{30}{100} \text{ à } \frac{33}{100}, \text{ soit sensiblement } 1/3.$$

Cette luminosité équivaudrait à celle obtenue sous notre abri constituant l'éclairement II.

Choix des plantes d'expérience. — Leur développement.

Nous avons été guidé, dans le choix des plantes d'expérience, par le souci d'opposer deux types d'allure biologique différente relativement à l'élément lumière, qui est l'élément considéré ici, c'est-à-dire un type de plante de soleil et un type de plante d'ombre.

Nous avons pris comme plante de soleil, le *Pisum sativum*. Pour les uns (1), le *Pisum sativum* est une espèce qui paraît avoir existé dans l'Asie occidentale, peut-être du midi du Caucase à la Perse, avant d'être cultivée ; pour d'autres, ce ne serait qu'une modification du *Pisum arvense* ; or le *Pisum arvense* existe à l'état spontané en Italie, dans les haies et près des cultures. Que l'on admette l'une ou l'autre de ces origines, le pois de nos jardins est une plante méridionale se développant bien par un soleil assez ardent.

Notre deuxième plante en expérience a été le *Teucrium Scorodonia*. Si l'on ouvre une flore on y voit que le *Teucrium Scorodonia* est très commun en France, sauf dans la région méditerranéenne, et que de plus il recherche les bois et lieux couverts. Il est donc légitime de le considérer comme une plante s'accommodant d'une lumière atténuée, c'est-à-dire comme une plante d'ombre.

Le développement des plantes a eu lieu à partir des graines ; le semis s'est fait en pots et ceux-ci ont été laissés à la lumière diffuse jusqu'au début de la germination des graines. Dès ce moment, les pots ont été portés sous les différents abris et les plantes ont parcouru sous ces abris les phases sucessives de leur développement.

---

(1) A. De Candolle, Origine des plantes cultivées.

Pour le *Pisum sativum*, le début de la germination a eu lieu cinq jours après le semis et la première feuille a atteint son complet développement sept jours plus tard. Le développement pour les deux plantes est, bien entendu, de plus en plus lent à mesure que l'intensité lumineuse fournie à ces plantes diminue; de plus, à l'éclairement I, qui est l'éclairement le plus faible, le *Pisum sativum* n'atteint que le stade correspondant à quatre feuilles développées; à l'éclairement II, il pousse plus loin son développement : il fleurit, mais il ne fructifie pas. Le *Pisum sativum* parcourt le cycle complet de sa végétation en cinquante jours environ et certaines de nos expériences ont pu porter et se vérifier sur deux séries successives de cultures.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le début de la germination ne s'est produit que vingt-deux jours après le semis. Nous n'avons eu à considérer pour cette plante que les différentes phases de son développement foliaire; il s'est produit normalement à tous les éclairements, sauf à l'éclairement I, où la plante n'a donné que quatre à six feuilles.

CHAPITRE PREMIER

§ I. — INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LA PRODUCTION DE SUBSTANCE FRAICHE ET DE SUBSTANCE SÈCHE AINSI QUE SUR L'ASPECT EXTÉRIEUR DES PLANTES.

Les faits que nous allons avoir à examiner dans ce chapitre, et qui sont les conséquences des différences d'intensité lumineuse, se rapportent :

1° A la surface et au poids frais de la feuille *considérée isolément ;*

2° Au poids frais de la feuille par unité de surface, ainsi qu'à la surface par unité de poids frais ;

3° Au poids frais et au poids sec de la plante entière ;

4° Aux quantités relatives des différents organes végétatifs.

Nous allons étudier successivement les deux espèces sur lesquelles ont porté les expériences.

A. Teucrium Scorodonia.

1° Surface et poids frais de la feuille. — Les variations de la surface et du poids frais de la feuille aux différents éclairements et aux différents stades du développement sont consignées dans les tableaux ci-dessous.

a. Surface d'une feuille en centimètres carrés.

	Éclairement.				
Stades du développement.	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.	»	0,1	**0,2**	**0,2**	0,1
Stade correspondant à 6 feuilles développées.	»	0,5	**0,9**	0,4	0,3
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons)	0,2	5,1	**6,5**	3,6	1,2

b. Poids frais d'une feuille en milligrammes.

	Éclairement.				
Stades du développement.	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées.	«	5	8	**9**	5
Stade correspondant à 6 feuilles développées.	«	28	**52**	34	28
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons)	7	285	**405**	312	126

Des résultats réunis dans les tableaux ci-dessus et qui peuvent nous montrer, entre autres choses, les différentes progressions selon lesquelles se sont développés les individus aux différents éclairements, nous retiendrons seulement les chiffres relatifs aux feuilles des plantes adultes.

A l'aide de ces chiffres nous avons établi les courbes N^os^ 1 et 2.

Ces deux courbes nous montrent que le maximum pour la surface et le poids frais de la feuille se trouve à l'éclairement III. Cet éclairement constitue donc l'optimum lumineux pour le développement de la feuille, tant en poids qu'en surface.

2° Poids frais par unité de surface. — Le poids frais en milligrammes par centimètre carré de surface est représenté, aux différents stades et aux différents éclairements, par les chiffres suivants :

Poids frais d'un centimètre carré de feuille en milligrammes.

	Éclairement.				
Stades du développement.	I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées	»	40,1	44,3	54,7	**62,5**
Stade correspondant à 6 feuilles développées	»	52,1	57,1	82,9	**96.9**
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons)	33,9	55	64,1	88,8	**108,2**

Ces nombres nous montrent que le poids frais par unité de surface, c'est-à-dire l'épaisseur de la feuille, d'une part, augmente avec l'âge de la plante et, d'autre part, diminue dans tous les stades avec l'abaissement de l'intensité lumineuse.

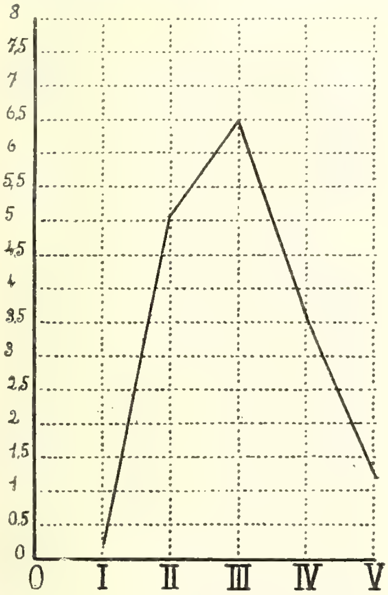


Fig. N° 1. — Surface moyenne en centimètres carrés d'une feuille de plante adulte.

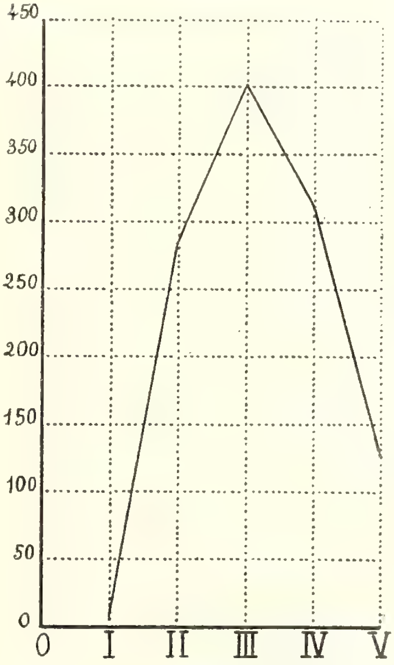


Fig. N° 2. — Poids frais moyen en milligrammes d'une feuille de plante adulte.

J'ai, pour mémoire, exprimé ci-après la valeur inverse de la précédente, c'est-à-dire la surface en centimètres carrés de un gramme de poids frais de feuilles. Naturellement les nombres qui l'expriment suivent une progression inverse des nombres précédents.

Surface en centimètres carrés d'un gramme de feuille.

Stades du développement.	Éclairement. I.	II.	III.	IV.	V.
Stade correspondant à 4 feuilles développées	»	**24,9**	22,6	18,3	16,0
Stade correspondant à 6 feuilles développées	»	**19,2**	17,5	12,1	10,3
Plante adulte (moyenne de plusieurs échantillons)	**29,5**	18,2	15,6	11,3	9,2

En indiquant sur la ligne des abscisses les différents éclairements et en portant en ordonnées les nombres représentant les poids frais d'un centimètre carré de feuilles adultes développées aux différents éclairements, on obtient la courbe ci-contre (fig. 3).

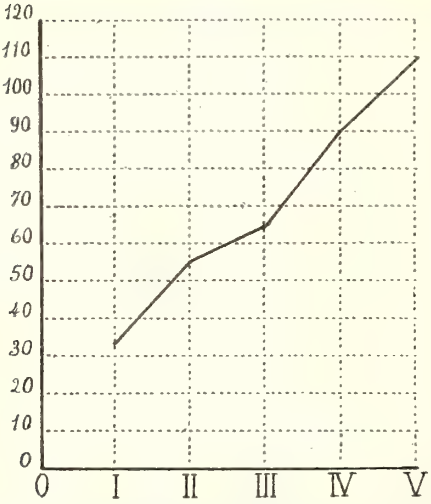


Fig. 3. — Poids frais en milligrammes de 1 centimètre carré de feuille.

Cette courbe nous montre que pour une même surface le maximum du poids frais par unité de surface se trouve à l'éclairement V et que, si on considère des intensités lumineuses décroissantes, le poids frais par unité de surface, et par conséquent l'épaisseur de la feuille, diminue. La relation entre deux valeurs extrêmes (feuilles développées aux éclairements V et II) (1) est représentée par la fraction $\frac{5}{10} = \frac{1}{2}$.

Avec les nombres représentant la surface de un gramme de poids frais, on établirait une courbe d'allure inverse décroissant de I à V et démontrant, comme celle que nous avons établie avec le poids frais de un centimètre carré de feuille, la diminution d'épaisseur de la feuille avec l'affaiblissement de la luminosité.

---

(1) Nous ne considérons pas la plante à l'éclairement I, où le cycle végétatif parcouru est par trop restreint.

3° POIDS FRAIS ET POIDS SEC DE LA PLANTE ENTIÈRE. — Dès le début du développement, quand les plantes n'ont encore que deux feuilles développées, on trouve les nombres suivants pour les poids secs des plantes entières :

Éclairement II	$2^{\mathrm{mmgr}},2$
— III	$3^{\mathrm{mmgr}},6$
— IV	$3^{\mathrm{mmgr}},6$
— V	$3^{\mathrm{mmgr}},8$

On voit qu'à l'éclairement II le développement est de beaucoup le plus faible, mais que les différences sont à peine sensibles entre les éclairements III, IV et V.

Si nous considérons les plantes adultes, les différences s'accentuent : cependant les éclairements IV et V donnent des résultats presque identiques ; on trouve en IV certains échantillons plus grands que certains autres développés en V, et inversement. Aussi dans le tableau suivant un seul chiffre est-il donné qui représente les moyennes obtenues aux intensités lumineuses IV et V.

	Poids frais.	Poids sec.	Matière sèche. p. 100.	Eau. p. 100.
Éclairement II.....	$21^{\mathrm{gr}},82$	$3^{\mathrm{gr}},96$	18,2	81,2
— III.....	$48^{\mathrm{gr}},35$	$9^{\mathrm{gr}},90$	20,5	79,5
— IV-V...	$54^{\mathrm{gr}},95$	$16^{\mathrm{gr}},06$	29,8	70,2

L'examen de ce tableau montre encore que pour la *plante entière*, comme l'ont déjà mis en évidence plusieurs auteurs, le poids frais et le poids sec diminuent avec l'intensité lumineuse et qu'en outre la proportion d'eau augmente ; mais pour la plante qui nous occupe, la diminution de poids sec ou frais total n'est accusée nettement qu'à partir d'une certaine diminution d'intensité lumineuse. En l'espèce $\frac{1}{4}$ de la lumière solaire dispensée.

4° QUANTITÉ RELATIVE DES DIFFÉRENTS ORGANES VÉGÉTATIFS. — Si nous considérons maintenant les proportions des différents organes végétatifs dans une même plante, nous verrons que le développement relatif des racines, tiges et feuilles varie beaucoup avec l'éclairement.

Le tableau suivant indique le poids relatif de ces divers organes en désignant par 100 le poids de la plante entière.

	Racines.	Appareil aérien comprenant :	Tiges.	Feuilles,
Éclairement II......	9,1	**91**	24,8	**66,2**
— III......	12.0	88	**25,7**	62,3
— IV......	**19,6**	80,4	17,9	62,5
— V......	**29,2**	70,9	23,4	47,5

Ce tableau fait ressortir entre les résultats des éclairements V et IV une différence que le tableau précédent (p. 17) ne nous avait pas permis d'apercevoir. Dans ces deux conditions différentes de milieu, les poids secs de la plante entière sont sensiblement égaux ; mais ces poids secs se répartissent différemment : à l'éclairement V, les racines sont relativement beaucoup plus développées qu'en IV, les tiges et feuilles au contraire beaucoup moins.

Ce qui différencie la plante cultivée à l'éclairement V de celle cultivée à l'éclairement IV, c'est donc moins le poids sec total que le fort développement du système radiculaire.

Nous voyons en outre, par ce même tableau, que le système radiculaire diminue d'importance relative avec l'éclairement : il décroît régulièrement de l'éclairement V à l'éclairement II. D'autre part, l'ensemble des organes aériens (tiges et feuilles) croît au contraire en importance relative à mesure que la

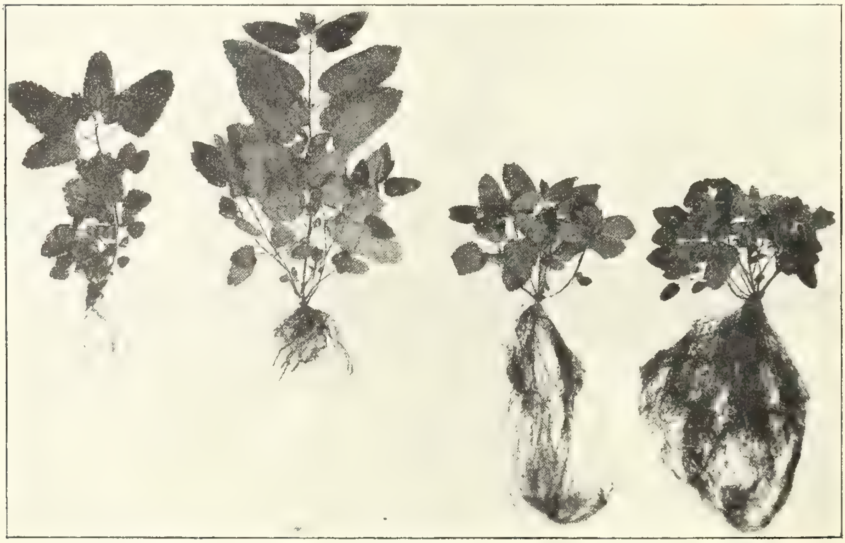


Fig. 4. — *Teucrium Scorodonia* cultivé aux éclairements II, III, IV et V.

luminosité diminue ; à l'éclairement II par exemple, cet ensemble représente les $\frac{9}{10}$ du poids sec total de la plante.

En résumé, si l'on considère à partir de la lumière solaire directe des luminosités de plus en plus faibles, on voit chez le *Teucrium Scorodonia* diminuer :

1° Le poids frais et le poids sec de la plante entière ;

2° Le nombre des feuilles et celui des tiges secondaires ;

3° Le poids de l'unité de surface de feuille ;

4° L'importance du système radiculaire.

On voit augmenter :

a) Jusqu'aux plus faibles luminosités :

1° La proportion d'eau et la surface des feuilles rapportée à l'unité de poids frais ;

2° L'importance relative du système aérien ;

b) Jusqu'à une luminosité moyennement atténuée ou luminosité optima :

Le poids et la surface d'une feuille considérée isolément.

Développée à cette luminosité optima, une feuille pèse trois fois plus qu'une autre feuille comparable développée à la lumière solaire directe, et sa surface peut être cinq fois plus grande. Ces constatations nous obligent à distinguer l'action de la lumière sur la plante entière et sur la feuille considérée isolément.

Pour la plante entière, les caractéristiques des échantillons obtenus à l'ombre sont : plus d'eau, moins de poids frais et de poids sec ; beaucoup de feuilles, peu de racines ; faits d'autant plus accentués que l'intensité lumineuse décroît davantage.

Pour la feuille considérée isolément, l'épaisseur va constamment en diminuant à mesure que l'intensité lumineuse décroît ; mais le poids de la feuille et sa surface suivent une marche différente. Ils augmentent d'abord quand, à partir de la lumière solaire directe, l'intensité lumineuse diminue progressivement ; ils passent ensuite par un maximum pour une certaine intensité lumineuse optima au-dessous de laquelle ils vont toujours en décroissant à mesure que la lumière continue à décroître.

B. — Pisum sativum.

1° Surface et poids frais de la feuille. — Ci-dessous se trouvent réunis les chiffres représentant les variations de la surface et du poids frais de la feuille, ou plutôt d'une foliole récoltée au moment où elle était arrivée à son complet développement, aux différents éclairements.

a. Surface d'une foliole en centimètres carrés.

	Éclairement (1)			
Stades du développement.	II.	III.	IV.	V.
Stade 2 feuilles développées.	0,42	0,48	**0,55**	0,50
— 4 — .	1 »	1,40	**1,70**	1,20
Floraison	1,20	1,60	**2,70**	**2,70**
Fructification	0,70	1,00	**1,80**	1,30

b. Poids frais d'une foliole en milligrammes.

	Éclairement.			
Stades du développement.	II.	III.	IV.	V.
Stade 2 feuilles développées.	56	61	75	**82**
— 4 — .	82	135	**173**	159
Floraison	92	123	**280**	**280**
Fructification	52	100	**176**	145

De l'examen de ces tableaux, on peut tirer les conclusions suivantes : 1° La feuille, quel que soit l'éclairement considéré, varie, pour un même éclairement, en poids et en surface suivant l'ordre chronologique de son apparition. Les feuilles, à mesure qu'elles se sont plus tardivement développées, ont un poids et une surface plus élevés jusqu'à un maximum qui est atteint au stade de la floraison ; les feuilles formées ensuite diminuent en poids et en surface.

2° Si l'on considère la plante au stade floraison, stade qui coïncide avec le plein développement de l'individu, les chiffres représentant la surface et le poids frais d'une foliole sont identiques aux éclairements IV et V. Ils sont très différents et beaucoup plus faibles aux éclairements III et II.

A l'aide des nombres représentant le poids frais et la surface des folioles de la plante au stade floraison, les courbes ci-après peuvent être établies (fig. 5 et 6).

---

(1) L'éclairement I n'a pas été utilisé pour le *Pisum sativum*.

Ces deux courbes nous montrent que le maximum pour le poids frais d'une foliole à l'état adulte se trouve atteint aux éclairements V et IV. Les différences individuelles qu'on rencontre sont toujours assez faibles ; il y a cependant une tendance pour le poids frais à être plus fort en V et la surface plus grande à l'éclairement IV.

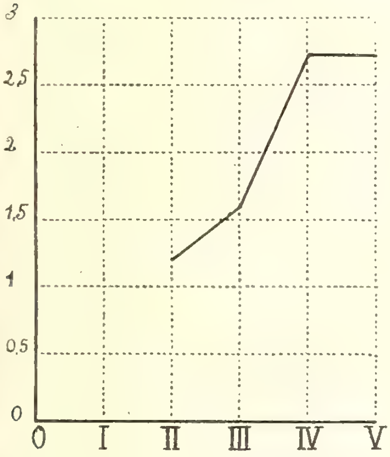


Fig. 5. — Surface en centimètres carrés d'une foliole de plante adulte.

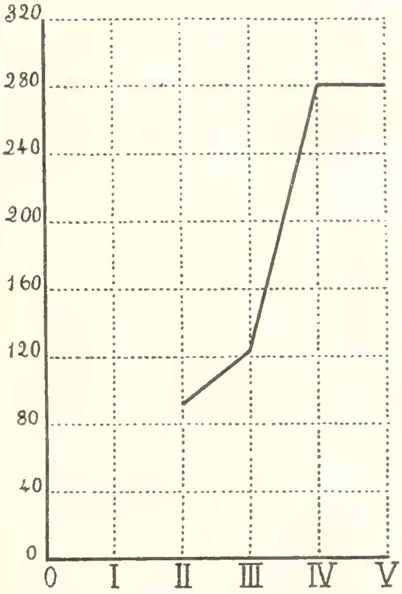


Fig. 6. Poids frais en milligrammes d'une foliole de plante adulte.

L'optimum lumineux pour le développement de la feuille de *Pisum sativum* se trouve aux éclairements V et IV ; c'est-à-dire à la lumière solaire directe ou assez peu atténuée.

Si l'on considère un stade peu avancé, le stade 4 feuilles développées par exemple, on voit par les tableaux dressés plus haut que l'optimum lumineux en poids et en surface se trouve pour la feuille très nettement à l'éclairement IV. L'optimum lumineux, comme l'a montré R. Combes, varie avec le degré de développement de la plante.

2° Poids frais par unité de surface. — Le poids frais en milligrammes par centimètre carré de feuilles est représenté, aux différents stades et aux différents éclairements, par les nombres suivants :

Poids frais d'un centimètre carré de foliole en milligrammes.

	Éclairement.			
Stades du développement.	II.	III.	IV.	V.
Stade 4 feuilles développées.	80	89	**108**	103
Floraison..................	78	79	103	**106**
Fructification.............	80	97	98	**112**

Si nous considérons la plante au stade floraison et que nous portions sur la ligne des abscisses les éclairements et en ordonnées les poids consignés dans le présent tableau, nous obtiendrons la courbe ci-contre (fig. 7).

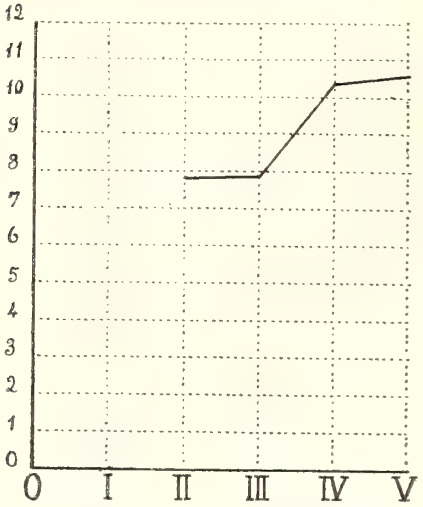


Fig. 7. — Poids frais d'un centimètre carré de foliole au stade floraison.

Cette courbe montre que le poids frais d'une même surface de feuille est maximum en V, très voisin de ce maximum en IV, puis qu'il diminue très rapidement à mesure que l'éclairement faiblit. Si on rapproche cette courbe de la courbe correspondante établie pour le *Teucrium Scorodonia* (fig. 3, p. 16), on voit que pour une même diminution de lumière (passage de l'éclairement V à l'éclairement IV) les modifications dans le poids frais, et par conséquent dans l'épaisseur de la feuille, sont très accentuées pour le *Teucrium Scorodonia*, alors qu'elles sont à peu près nulles pour le *Pisum sativum*. De plus, la relation entre les deux valeurs extrêmes (feuille de *Pisum sativum* développée à l'éclairement II et feuille de la même espèce développée à l'éclairement V) est représentée par la fraction $\frac{8}{10}$, ce qui exprime que la feuille de *Pisum sativum* la moins épaisse a, pour une même surface, un poids frais égal au $\frac{8}{10}$ de celui de la feuille de même espèce la plus épaisse. Nous avons vu pour le *Teucrium Scorodonia* que ce même rapport était exprimé par la fraction $\frac{5}{10}$ ou $\frac{1}{2}$; les différences relatives d'épaisseur entre les différentes feuilles sont donc ici moins grandes.

Les surfaces de 1 gramme de poids frais de feuilles sont représentées au stade floraison par les nombres suivants :

Éclairement	II	$12^{cmq},8$
—	III	$12^{cmq},6$
—	IV	$9^{cmq},7$
—	V	$9^{cmq},5$

Ces nombres montrent aussi la diminution d'épaisseur de la feuille avec la diminution de l'intensité lumineuse.

3° Poids frais et poids sec de la plante entière. — Au début du développement seules les différences de poids sec pour les éclairements V et IV sont peu sensibles; un certain parallélisme se maintient même jusqu'au stade floraison, ainsi qu'en témoignent les chiffres ci-dessous qui représentent les poids secs moyens d'un individu aux divers éclairements :

		Stade 4 feuilles.	Floraison.
Éclairement	II	$0^{gr},10$	$0^{gr},30$
—	III	$0^{gr},24$	$0^{gr},87$
—	IV	$0^{gr},40$	$1^{gr},61$
—	V	$0^{gr},43$	$1^{gr},85$

Par ce tableau, on voit, en outre, que pour l'éclairement III, à l'encontre de ce qui se passe pour le *Teucrium Scorodonia*, il y a dès le début une chute profonde dans la valeur des poids secs.

Si nous considérons la plante en fleurs et en fruits nous avons les résultats suivants :

		Pois frais.	Poids sec.	Mat. sèche p. 100.	Eau p. 100.
Éclairement	II (1)	»	»	»	»
—	III	$32^{gr},3$	4 gr.	12	88
—	IV	$58^{gr},3$	$8^{gr},35$	14	86
—	V	$81^{gr},2$	$12^{gr},91$	16	84

Pour le *Pisum sativum*, comme pour le *Teucrium Scorodonia*, à mesure que l'intensité lumineuse s'affaiblit le poids frais et le poids sec diminuent et la proportion d'eau augmente ; mais les différences entre les plantes cultivées aux éclairements V et IV sont ici fortement accusées, alors qu'elles n'existent pas pour les individus correspondants du *Teucrium Scorodonia*, ou du moins se confondent avec les différences individuelles.

---

(1) Le *Pisum sativum* n'a pas fleuri à cette luminosité.

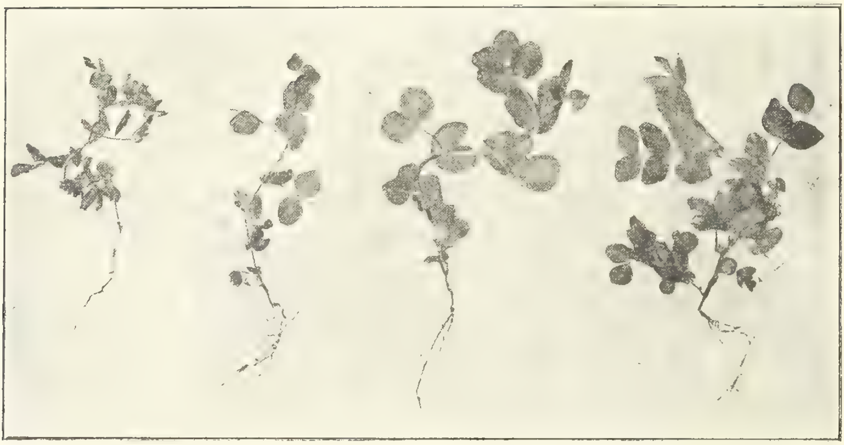


Fig. 8. — *Pisum sativum* cultivé aux éclairements II, III, IV et V.

En résumé, si l'on considère des luminosités de plus en plus faibles, nous voyons chez le *Pisum sativum* diminuer :

1° Le poids frais et le poids sec de la plante entière ;

2° Le nombre des feuilles, celui des tiges secondaires ;

3° Le poids d'une feuille considérée isolément ;

4° Le poids de l'unité de surface de feuille ;

5° L'importance du système radiculaire.

On voit au contraire augmenter :

a) Jusqu'aux plus faibles luminosités :

1° La proportion d'eau, et la surface des feuilles rapportée à l'unité de poids frais ;

2° L'importance relative du système aérien.

b) Jusqu'à une luminosité faiblement atténuée (éclairement IV) :

La surface des feuilles.

Mais cette augmentation de surface des feuilles est peu sensible, $\frac{2}{10}$ environ de la surface totale, alors que pour le *Teucrium Scorodonia* la feuille développée à l'éclairement IV peut avoir une surface supérieure au double de la surface de la feuille correspondante développée à l'éclairement V.

La feuille de *Pisum sativum* développée à de faibles luminosités possède une faible épaisseur, mais aussi, et à l'encontre de celle du *Teucrium Scorodonia*, un poids frais, un poids sec et une surface moindre que la feuille développée à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée (éclairement IV).

MANIÈRE D'ÊTRE DIFFÉRENTE AU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE DU *Pisum sativum* ET DU *Teucrium Scorodonia*.

Si on rapproche les faits qui viennent d'être exposés et relatifs aux diverses modalités de culture pour les deux plantes en expérience, il en ressort les différences suivantes :

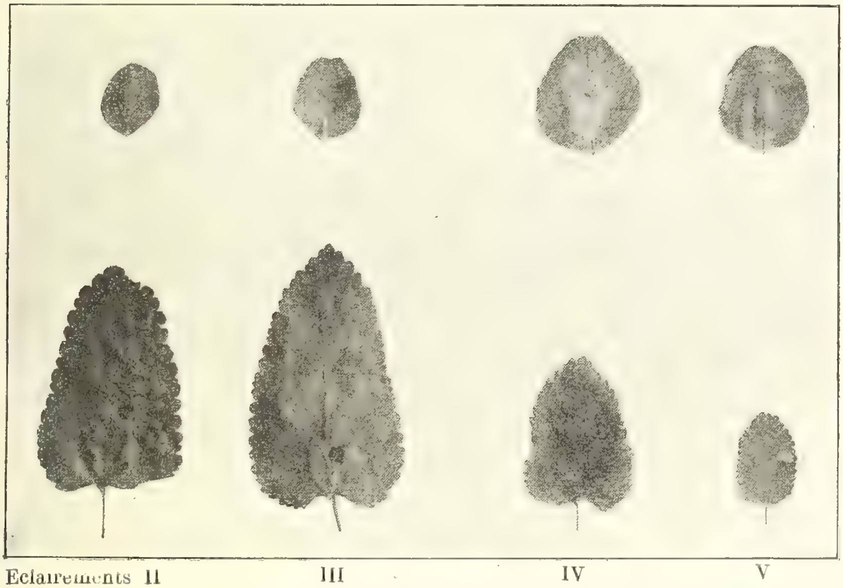


Fig. 9 et 10. — Feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia* développées aux différents éclairements.

1° Pour ce qui est de la plante entière adulte, le poids frais est le même aux éclairements IV et V chez le *Teucrium Scorodonia*, tandis qu'il possède à ces éclairements des valeurs déjà très différentes chez le *Pisum sativum*.

2° Pour ce qui est de la feuille considérée isolément, elle a chez le *Teucrium Scorodonia* son maximum de développement à l'éclairement III, tandis qu'à cet éclairement la feuille de *Pisum sativum* possède un poids frais moitié moindre qu'à l'éclairement V.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, la feuille modifie d'une façon intense son épaisseur et sa surface, alors que chez le *Pisum sativum* les modifications produites sont peu marquées.

Au total, la feuille de *Teucrium Scorodonia* possède une plasticité que n'a pas celle de *Pisum sativum*; elle présente une réaction marquée même pour de faibles différences d'intensité lumineuse et cette faculté de réaction se maintient jusqu'aux très faibles éclairements.

Ce sont ces différents caractères qui font du *Teucrium Scorodonia* ce qu'on appelle une plante d'ombre; peut-être serait-il plus exact de dire une plante acceptant l'ombre, car si elle se développe bien à une faible intensité lumineuse, elle est susceptible de se développer aussi bien, mais avec une autre forme, à une lumière intense. C'est une plante qui s'accommode de luminosités très différentes, tandis que le *Pisum sativum* voit sa faculté de végétation restreinte à des éclairements voisins de la lumière solaire directe.

Ce que nous avons voulu aussi faire ressortir de cet examen, c'est la différence d'allure très marquée pour le *Teucrium Scorodonia* entre la feuille et la plante entière; les optima lumineux pour le développement de la feuille et pour celui de la plante entière sont très différents; au contraire, chez le *Pisum sativum*, le développement de la feuille coïncide presque avec celui de l'individu.

§ 2. — Influence de l'éclairement sur les proportions de la chlorophylle.

Une des modifications importantes produites par l'action de luminosités différentes consiste dans la variabilité des proportions de chlorophylle que renferment les feuilles d'une même espèce. Pour établir ces diverses proportions il faut procéder au dosage.

Dosage de la chlorophylle. — Pour ce dosage, c'est le colorimètre qui a été employé. Des extraits verts, préparés suivant la méthode de Lubimenko (1), ont été examinés à l'aide de cet appareil. La technique employée pour préparer les extraits verts a été la suivante :

On prend des feuilles normalement constituées, intactes et ayant atteint leur plein développement ; j'ai toujours choisi, pour rendre les comparaisons plus exactes, la deuxième feuille qui précède le bourgeon terminal arrivée à l'état adulte.

On pèse, par exemple, 20 centigrammes de feuilles remplissant les conditions indiquées ci-dessus ; on les découpe au ciseau en fines lanières et on les broie dans un mortier avec une pincée de magnésie calcinée ; on traite ensuite par 40 centimètres cubes d'alcool à 98°. Après filtration, on obtient un liquide vert limpide, qui peut être examiné immédiatement au colorimètre. Dans le cas où l'examen serait différé, il faut conserver la solution verte à l'abri de la lumière et dans un endroit frais. La conservation de ces extraits verts va d'après Lubimenko, — et je l'ai observé à mon tour — au delà de plusieurs semaines. D'ailleurs, dès qu'il y a altération, il n'y a plus possibilité de comparaison ; il y a dans l'extrait vert altéré différence de coloration non plus seulement quantitative mais aussi qualitative, et l'égalité de teinte avec un extrait frais ne peut être obtenue.

L'appareil dont je me suis servi est le colorimètre perfectionné de Laurent que M. le professeur Urbain a très obligeamment mis à ma disposition.

Description de l'appareil. — Cet appareil, comme le montre la figure 11, se compose essentiellement : 1° de deux tubes cylindriques BB, formant réservoirs, dans lesquels on verse le liquide coloré ; 2° de deux colonnes DD de verre formant pistons et délimitant par la distance entre leur face inférieure et le fond des réservoirs la hauteur de la colonne de liquide examinée ; 3° de deux prismes KK à réflexion totale ; 4° d'un diaphragme *p* divisé en deux parties par les prismes K ; 5° d'un miroir réflecteur A, et 6° d'un tube oculaire.

A la partie postérieure de l'appareil se trouvent deux boutons à l'éclairement III, tandis qu'à cet éclairement la feuille de *Pisum sativum* possède un poids frais moitié moindre qu'à l'éclairement V.

---

(1) W. **Lubimenko**, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9e série.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, la feuille modifie d'une façon intense son épaisseur et sa surface, alors que chez le *Pisum sativum* les modifications produites sont peu marquées.

Au total, la feuille de *Teucrium Scorodonia* possède une plasticité que n'a pas celle de *Pisum sativum*; elle présente une réaction marquée même pour de faibles différences d'intensité lumineuse et cette faculté de réaction se maintient jusqu'aux très faibles éclairements.

Ce sont ces différents caractères qui font du *Teucrium Scorodonia* ce qu'on appelle une plante d'ombre; peut-être serait-il plus exact de dire une plante acceptant l'ombre, car si elle se développe bien à une faible intensité lumineuse, elle est susceptible de se développer aussi bien, mais avec une autre forme, à une lumière intense. C'est une plante qui s'accommode de luminosités très différentes, tandis que le *Pisum sativum* voit sa faculté de végétation restreinte à des éclairements voisins de la lumière solaire directe.

Ce que nous avons voulu aussi faire ressortir de cet examen, c'est la différence d'allure très marquée pour le *Teucrium Scorodonia* entre la feuille et la plante entière; les optima lumineux pour le développement de la feuille et pour celui de la plante entière sont très différents; au contraire, chez le *Pisum sativum*, le développement de la feuille coïncide presque avec celui de l'individu.

§ 2. — Influence de l'éclairement sur les proportions de la chlorophylle.

Une des modifications importantes produites par l'action de luminosités différentes consiste dans la variabilité des proportions de chlorophylle que renferment les feuilles d'une même espèce. Pour établir ces diverses proportions il faut procéder au dosage.

Dosage de la chlorophylle. — Pour ce dosage, c'est le colorimètre qui a été employé. Des extraits verts, préparés suivant la méthode de Lubimenko (1), ont été examinés à l'aide de cet appareil. La technique employée pour préparer les extraits verts a été la suivante :

On prend des feuilles normalement constituées, intactes et ayant atteint leur plein développement ; j'ai toujours choisi, pour rendre les comparaisons plus exactes, la deuxième feuille qui précède le bourgeon terminal arrivée à l'état adulte.

On pèse, par exemple, 20 centigrammes de feuilles remplissant les conditions indiquées ci-dessus ; on les découpe au ciseau en fines lanières et on les broie dans un mortier avec une pincée de magnésie calcinée ; on traite ensuite par 40 centimètres cubes d'alcool à 98°. Après filtration, on obtient un liquide vert limpide, qui peut être examiné immédiatement au colorimètre. Dans le cas où l'examen serait différé, il faut conserver la solution verte à l'abri de la lumière et dans un endroit frais. La conservation de ces extraits verts va d'après Lubimenko, — et je l'ai observé à mon tour — au delà de plusieurs semaines. D'ailleurs, dès qu'il y a altération, il n'y a plus possibilité de comparaison ; il y a dans l'extrait vert altéré différence de coloration non plus seulement quantitative mais aussi qualitative, et l'égalité de teinte avec un extrait frais ne peut être obtenue.

L'appareil dont je me suis servi est le colorimètre perfectionné de Laurent que M. le professeur Urbain a très obligeamment mis à ma disposition.

Description de l'appareil. — Cet appareil, comme le montre la figure 11, se compose essentiellement : 1° de deux tubes cylindriques BB, formant réservoirs, dans lesquels on verse le liquide coloré ; 2° de deux colonnes DD de verre formant pistons et délimitant par la distance entre leur face inférieure et le fond des réservoirs la hauteur de la colonne de liquide examinée ; 3° de deux prismes KK à réflexion totale ; 4° d'un diaphragme *p* divisé en deux parties par les prismes K ; 5° d'un miroir réflecteur A, et 6° d'un tube oculaire.

A la partie postérieure de l'appareil se trouvent deux boutons moletés avec pignons qui engrènent avec une tige à crémaillère et donnent ainsi le mouvement aux pistons DD, enfin une échelle graduée et un vernier.

---

(1) W. Lubimenko, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9e série.

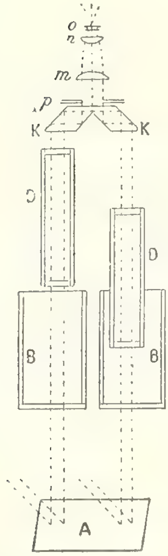


Fig. 11. — Colorimètre de Laurent.

Cet appareil fonctionne de la manière suivante : la lumière diffuse ou celle d'une lampe ou d'un brûleur à flamme monochromatique, après s'être réfléchie sur le miroir A, se sépare en deux faisceaux (fig. 11) qui pénètrent séparément dans chacun des deux systèmes des tubes BB ; le faisceau de droite se réfléchit deux fois dans la moitié de droite du prisme K et pénètre dans l'oculaire *m*, *n*, suivant son axe et n'affecte que la moitié droite du champ ; le faisceau de gauche parcourt un chemin analogue et symétrique, il n'affecte que la moitié gauche du champ, de sorte que chacune des deux moitiés du diaphragme *p* n'est éclairée que par le faisceau de lumière qui a traversé le tube BD.

Application du colorimètre au dosage de la chlorophylle dans les extraits verts. — Le principe sur lequel repose la méthode colorimétrique est le suivant :

Pour deux solutions d'une même matière colorante dans un même solvant, examinées par transmission à une même lumière incidente, l'égalité de teinte est obtenue avec des épaisseurs e_1 et e_2 inversement proportionnelles aux concentrations q_1 et q_2 de ces solutions, de telle sorte que l'on a :

$$\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$$

Ce qui montre qu'on pourra déterminer le titre inconnu q_2, d'une solution, en déterminant l'épaisseur e_2 sous laquelle il faut l'examiner pour qu'elle produise la même coloration qu'une solution type de la même substance de concentration connue q_1, vue sous une épaisseur connue e_1 :

$$q_2 = \frac{q_1 e_1}{e_2}.$$

La chlorophylle n'ayant pas été isolée, on ne peut, comme le fait observer Lubimenko, procéder à des déterminations de quantités absolues. Il faut se contenter de la détermination de quantités relatives à un étalon.

L'étalon employé a été l'extrait vert obtenu par le traitement de $0^{gr},50$ de feuilles fraîches de hêtre intactes et ayant atteint leur plein développement, par 100^{cmc} d'alcool à 98°.

C'est à la liqueur verte ainsi obtenue, liqueur dont nous représentons arbitrairement la concentration par le chiffre 100, que nous rapporterons tous nos dosages colorimétriques de la chlorophylle. Nous emploierons toujours pour les extraits dont nous étudierons la concentration chlorophyllienne le même poids de feuilles (50^{cgr}) et le même volume d'alcool (100^{cmc}).

Les chiffres qui exprimeront les concentrations relatives de ces extraits exprimeront donc aussi les concentrations relatives de la chlorophylle dans les feuilles des espèces étudiées.

Usage du colorimètre. — On place le liquide coloré type dans l'un des tubes B et le liquide à comparer dans l'autre tube B. On remplit les godets au niveau convenable pour qu'ils ne débordent pas quand les pistons D,D, seront amenés à toucher le fond. On fait descendre ces pistons jusqu'à toucher les fonds des tubes B,B, les verniers marquant alors zéro. On regarde en *o* et on oriente l'appareil, par rapport à la source de lumière, de manière à voir les deux demi-disques uniformément éclairés (fig. 12). On remonte le piston du cylindre type jusqu'à une hauteur convenable pour une bonne appréciation de la teinte de ce liquide (10 millimètres pour la solution étalon), puis on tourne le bouton correspondant au liquide à comparer, de manière à obtenir l'égalité de tons (fig. 14), en faisant des oscillations de plus en plus petites, de chaque côté de l'égalité de tons. La lecture du vernier correspondant donnera immédiatement la hauteur de la colonne liquide fournissant la même coloration que celle de la solution type.

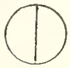


Fig. 12.

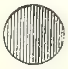


Fig. 13.

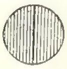


Fig. 14.

L'appareil est accompagné d'une série de lames de verre colorées de couleurs diverses, que l'on place à la surface supérieure des pistons et qui permettent, par la formation de teintes spéciales sensibles, des déterminations plus précises.

Dans les lignes qui précèdent nous admettons l'exactitude de la loi exprimée par la formule $\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$ ce qui revient à supposer, par exemple, que des solutions 2, 10, 20 fois plus faibles qu'une solution type devront donner la même coloration si on les examine sous des épaisseurs 2, 10,20 fois plus fortes. Mais cette loi n'est pas évidente à priori, surtout pour une substance complexe comme la chlorophylle, et il faut vérifier son exactitude pour la substance à doser colorimétriquement. Nous avons procédé à pareille vérification pour les solutions de chlorophylle.

Si la loi exprimée par la relation $\frac{e_1}{e_2} = \frac{q_2}{q_1}$ est suivie par la chlorophylle pour toutes ses solutions, les produits de l'épaisseur par la concentration, évidemment proportionnels au nombre des molécules colorantes, sont égaux ; $q_1 e_1 = q_2 e_2 =$ constante.

La courbe à construire en portant les concentrations en abscisses et les produits $q_1 e_1$, $q_2 e_2$ etc., en ordonnées doit être une droite parallèle à l'axe des abscisses.

J'ai préparé par dilutions successives des solutions ayant des titres égaux à 1/2, 1/4, 1/10, 1/20 de celui de la solution étalon. En comparant au colorimètre ces diverses solutions à une épaisseur de la solution étalon $e = 10$ millimètres, on obtient les chiffres suivants :

Pour $q_2 = 1/2$, $e_2 = 22.2$ au lieu de 20
— $q_2 = 1/4$, $e_2 = 51.6$ au lieu de 40
— $q_2 = 1/10$, $e_2 = 140$ au lieu de 100
— $q_2 = 1/20$, $e_2 = 300$ au lieu de 200

Multiplions respectivement les diverses valeurs de e par les concentrations correspondantes, nous obtiendrons les produits suivants :

$$q_1\ e_1 = 1 \times 10 = 10$$

$$q^1/_2\ e^1/_2 = \frac{1}{2} \times 22.2 = 11.1$$

$$q^1/_4\ e^1/_4 = \frac{1}{4} \times 312 = 12.9$$

$$q^1/_{10} \times e^1/_{10} = \frac{1}{10} \times 140 = 14$$

$$q^1/_{20} \times e^1/_{20} = \frac{1}{20} \times 300 = 15$$

La courbe obtenue en portant en abscisses les concentrations et en ordonnées les produits q_1e_1, q_2e_2, etc., au lieu d'être une droite parallèle à l'axe des abscisses a la forme représentée par la figure 15.

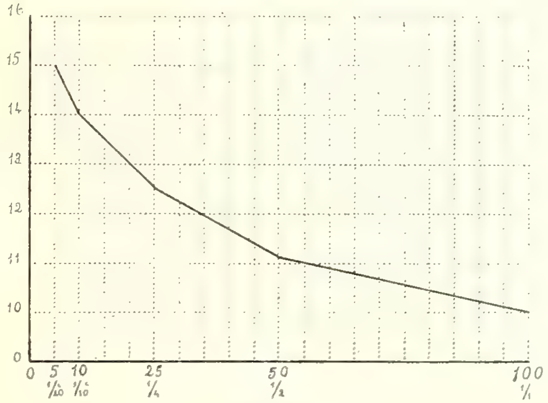


Fig. 15.

Cette courbe montre que les épaisseurs ne sont pas inversement proportionnelles aux concentrations et que l'écart est d'autant plus sensible que les solutions comparées sont de concentrations plus différentes.

Dans ces conditions, il faut établir expérimentalement, pour une série de dilutions de la solution étalon de chlorophylle, les hauteurs de liquide donnant, pour chacune de ces dilutions, l'égalité de teinte avec une hauteur de 10 millimètres de solution étalon. A l'aide de ces hauteurs portées en ordonnées et des concentrations portées en abscisses on obtient sur un papier quadrillé au millimètre une série de points qui déterminent une courbe. A chacun des points de la courbe correspondra une concentration déterminée. Au moyen de cette courbe il est facile d'obtenir pour une épaisseur donnée la concentration correspondante en fonction de la solution étalon.

La courbe ci-après (fig. 16) a été construite en représentant la concentration de la solution étalon par 100.

Par conséquent, quand nous aurons à faire un dosage de chlorophylle, nous déterminerons au colorimètre l'épaisseur de la solution à doser qui donne l'égalité de teinte avec 10 millimètres de solution étalon. Soit 42 l'épaisseur trouvée. En nous reportant à la courbe établie, nous voyons qu'à l'épaisseur 42 correspond une concentration représentée par le chiffre 30.

Sensibilité de la méthode. — Au colorimètre, on peut avec une certaine habitude ne faire, dans l'appréciation des différences de colorations, qu'une erreur inférieure à la moitié d'une des divisions marquées sur l'échelle. D'autre part, la hauteur de la colonne liquide qui donnait la même coloration que l'étalon n'a jamais été inférieure à 25 divisions ; l'erreur maxima commise a donc toujours été inférieure à 1/2 sur 25, soit 2 p. 100.

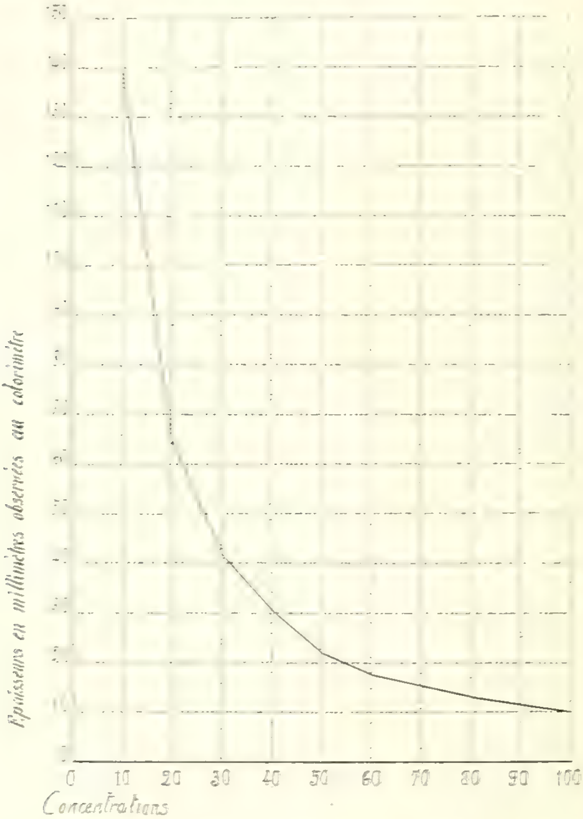


Fig. 16. — Courbe pour la détermination de la richesse en chlorophylle d'un extrait alcoolique vert.

L'usage des verres bleus pour l'examen des solutions de chlorophylle donne, par la formation d'une teinte gris bleuté une plus grande précision encore. Les deux disques étant à égalité de teinte, si l'on modifie l'épaisseur d'une des colonnes liquides, le demi-disque correspondant devient jaune vert, l'autre restant gris bleuté. On constate une différence qualitative de coloration, plus facilement appréciable que la simple différence quantitative qui se produit lorsqu'on examine sans intermédiaire coloré des épaisseurs différentes de deux solutions de chlorophylle.

Une objection se présente : la xanthophylle mélangée à la chlorophylle dans nos solutions alcooliques ne gêne-t-elle pas le dosage de ce dernier pigment?

Pour répondre à cette question j'ai séparé la chlorophylle à l'aide de l'éther de pétrole. J'ai pris :

Extrait alcoolique vert	50	cent. cubes.
Eau	10	—
Éther de pétrole	40	—

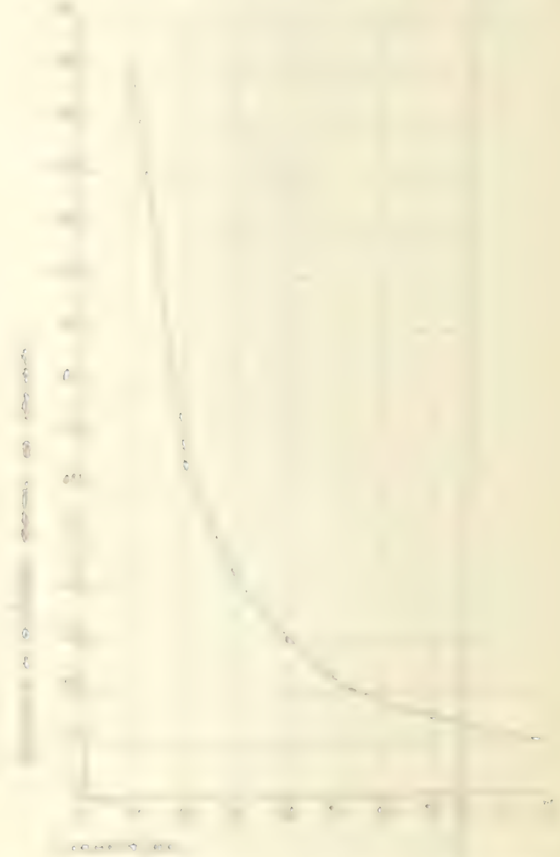
Si l'on agite et qu'on laisse ensuite le liquide se reposer il y a séparation du mélange en deux couches : l'éther de pétrole contenant la chlorophylle se trouve à la partie supérieure, la solution de xanthophylle aqueuse se trouvant à la partie inférieure. Par deux lavages de l'alcool aqueux contenant la xanthophylle avec, chaque fois, 20 centimètres cubes d'éther de pétrole, la séparation de la chlorophylle est complète. Les solutions de chlorophylle dans l'éther de pétrole, examinées au colorimètre, m'ont donné entre elles les mêmes relations que les solutions alcooliques vertes correspondantes et contenant le mélange des deux pigments.

Le dosage de la chlorophylle par la mesure au colorimètre de l'intensité de coloration du simple extrait alcoolique est donc justifié.

Il est à noter que l'examen au colorimètre des solutions de xanthophylle dans l'alcool aqueux n'a pas permis de constater de différences dans l'intensité de leur coloration. Les variations de la xanthophylle ne suivraient pas les variations de la chlorophylle dans les plantes cultivées aux différents éclairements.

Résultats des expériences. — Les résultats obtenus par la méthode qui vient d'être décrite sont réunis dans le tableau ci-après :

[illegible]



[illegible]

[illegible] la même [illegible] que l'éta[illegible] sur 2[illegible], soit [illegible]

L'usage [illegible] solutions de [illegible] bleuté [illegible] de coloration, plus facilement appréciable que la simple [illegible] rence quantitative qui se produit lorsqu'on examine sans intermédiaire coloré des épaisseurs différentes de deux solutions de chlorophylle.

Une objection se présente : la xanthophylle mélangée à la chlorophylle dans nos solutions alcooliques ne gêne-t-elle pas le dosage de ce dernier pigment?

Pour répondre à cette question j'ai séparé la chlorophylle à l'aide de l'éther de pétrole. J'ai pris :

Extrait alcoolique vert	50	cent. cubes.
[illegible]	10	—
[illegible]	40	—

Si on agite et qu'on laisse ensuite le liquide se reposer il y a séparation du mélange en deux couches : l'éther de pétrole contenant la chlorophylle se trouve à la partie supérieure, la solution de xanthophylle aqueuse se trouvant à la partie inférieure. Par deux lavages de l'alcool aqueux contenant la xanthophylle avec, chaque fois, [illegible] centimètres cubes d'éther de pétrole, la séparation de la chlorophylle est complète. Les solutions de chlorophylle dans l'éther de pétrole, examinées au colorimètre, m'ont donné entre elles les mêmes relations que les solutions alcooliques correspondantes et contenant le mélange des deux pigments.

Le dosage de la chlorophylle par la mesure au colorimètre de l'intensité de coloration du simple extrait alcoolique est donc justifié.

Il est à noter que l'examen au colorimètre des solutions de xanthophylle dans l'alcool aqueux n'a pas permis de constater de différences dans l'intensité de leur coloration. Les variations de la xanthophylle ne suivraient pas les variations de la chlorophylle dans les plantes cultivées aux différents éclairements.

Résultats des expériences. — Les résultats obtenus par la méthode qui vient d'être décrite sont réunis dans le tableau ci-après.

Quantités relatives de chlorophylle renfermées dans les feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia* aux divers éclairements.

ESPECES.	STADES du développement	ÉCLAIREMENTS			
		II.	III.	IV.	V.
Fagus silvatica (1)...	Plante adulte.	»	»	»	100
Pisum sativum (2) ...	2 feuilles.	29	29	29	29
—	4 feuilles.	**32**	**32**	27	26
—	Floraison.	29	**32**	29	28
—	Fructification.	30	**32**	30	30
Teucrium Scorodonia.	4 feuilles.	**26**	**26**	**26**	21
— ..	6 feuilles.	**48**	37	37	31
— ..	Plante adulte.	**48**	**48**	35	30

(1) Solution type.
(2) Plantes étudiées avant modifications sous l'influence des divers éclairements.

L'examen de ce tableau nous montre que :

1° Pour les deux plantes en expérience, l'optimum lumineux pour la teneur en chlorophylle croît avec l'âge, tout en restant fixé aux faibles luminosités : éclairements II et III.

2° Que, pour le *Teucrium Scorodonia*, le maximum de chlorophylle (48) est plus élevé que pour le *Pisum sativum* (32).

3° En plein soleil, plante d'ombre et plante de soleil ont, à l'état adulte, des quantités de chlorophylle très voisines ou identiques.

4° Le *Teucrium Scorodonia* possède une échelle de variations de la teneur en chlorophylle (30-48) beaucoup plus étendue que le *Pisum sativum* (28-32). Peut-être y a-t-il là, chez la première plante, un élément de plus, facilitant son adaptation à de faibles luminosités, concurremment aux modifications déjà constatées plus haut.

A quoi est due la quantité plus ou moins grande de chlorophylle dans une plante? Est-ce au nombre plus ou moins grand de chloroleucites ou à la concentration plus ou moins grande de la chlorophylle dans un même nombre de chloroleucites?

Pour essayer de répondre à cette question, j'ai procédé à la numération des chloroleucites d'après la technique suivante.

Numération des chloroleucites. — Si l'on prend une feuille de *Pisum sativum* et qu'on la broie dans un mortier avec de la magnésie calcinée et un peu d'eau, on détruit les cellules et leur contenu ; au microscope on ne distingue plus d'éléments organisés. Si on supprime la magnésie et qu'on triture une feuille semblable en présence de l'eau ou mieux d'une solution isotonique de chlorure de sodium, on déchire simplement les parois des cellules et il s'en échappe les chloroleucites que leur coloration verte distingue et permet de reconnaître au milieu des autres éléments. On obtient ainsi dans l'eau salée une suspension de chloroleucites.

Dans ces conditions, en suivant une méthode de numération analogue à celle qui est employée pour compter les globules sanguins, j'ai pu arriver à déterminer le nombre de chloroleucites en suspension dans un volume déterminé de liquide, et contenus, par suite, dans une quantité donnée de feuilles.

L'instrument de numération est une lame à cellule de Hayem dite « lame à cellule compte-globules ». La profondeur de la cellule, lorsqu'elle est recouverte d'une lamelle couvre-objet, est de 1/5 de millimètre.

On projette, à l'aide d'un oculaire quadrillé ou d'un dispositif se fixant sous la platine mobile du microscope au-dessus du miroir, un carré mesurant un 1/5 de millimètre de côté. La profondeur de la cellule et les côtés du carré délimitent un volume égal à $\frac{1}{5} \times \frac{1}{5} \times \frac{1}{5} = \frac{1}{125}$ de millimètre cube.

C'est le nombre de chloroleucites contenus dans ce cube de 1/5 de millimètre de côté que l'on détermine.

On prépare les chloroleucites en suspension en prenant 10 milligrammes de feuille de *Pisum sativum* et 1 centimètre cube de solution à 7 p. 100 de chlorure de sodium : on broie légèrement au mortier, jusqu'à disparition de tout fragment de tissu et obtention d'un liquide homogène.

On agite ce liquide et on en introduit une goutte dans la cellule ; on recouvre d'une lamelle et on examine au microscope. Au bout d'un certain temps, il se produit un dépôt des chloroleucites sur le fond de la cellule, leur teinte verte les caractérise, et il ne reste plus qu'à les compter. Pour faciliter la numération, le carré projeté dont nous avons parlé est divisé en seize petits carrés. En déplaçant, sous le microscope, la lame compte-globules, l'image du grand carré se trouve projetée sur une région différente de la préparation, ce qui permet de faire plusieurs numérations de chloroleucites.

J'ai effectué, à chaque examen, trois de ces mesures; voici les résultats obtenus pour une feuille de *Pisum sativum* à l'éclairement III :

1re numération	69
2e —	62
3e —	78

En faisant la moyenne on trouve 70 chloroleucites pour $\frac{1}{125}$ de millimètre cube.

Ce qui fait pour 1 centimètre cube de solution ou 1 centigramme de feuille 8750000 chloroleucites.

La même opération, répétée pour le *Pisum sativum* cultivé à l'éclairement V, m'a donné une moyenne de 67 chloroleucites par carré, soit pour les mêmes proportions de solution et de feuille 8370000 chloroleucites.

Il semble donc que le nombre de chloroleucites soit très sensiblement le même pour les plantes cultivées à ces deux éclairements.

Par contre, l'examen microscopique montre une différence de coloration très apparente entre les chloroleucites d'une feuille développée à l'éclairement V et ceux d'une feuille développée à l'éclairement III. L'examen au microscope de la suspension obtenue avec la feuille développée à l'éclairement V montre des chloroleucites d'un jaune très pâle rendant la numération difficile; les chloroleucites de la suspension préparée avec la feuille développée à l'éclairement III ont au contraire une belle teinte verte très apparente.

La concentration de la chlorophylle dans une feuille de *Pisum sativum* paraît donc due à la concentration du pigment dans les chloroleucites et non au plus grand nombre de ces éléments.

Pour le *Teucrium Scorodonia* cette méthode de numération des chloroleucites n'est pas applicable. On ne peut arriver à isoler les chloroleucites, on parvient seulement à séparer les cellules les unes des autres.

§ 3. Influence de l'éclairement sur la structure anatomique.

Pensant trouver quelques renseignements dans la structure au point de vue de l'assimilation chlorophyllienne, nous avons fait l'étude anatomique des feuilles de *Teucrium Scorodonia* et de *Pisum sativum* provenant d'individus développés aux divers éclairements.

Nous n'insisterons pas sur les différences purement anatomiques qui existent entre ces organes, ces différences ayant déjà été décrites par divers auteurs ; nous insisterons seulement sur les caractères anatomiques intéressants au point de vue de la synthèse chlorophyllienne.

Les variations de la structure anatomique sont surtout très appréciables chez le *Teucrium Scorodonia* ; aussi est-ce cette espèce dont nous nous occuperons en particulier.

En premier lieu, il faut considérer sur une coupe transversale l'aspect général de la feuille. Cet aspect est très sensiblement différent aux divers éclairements ou mieux aux deux groupes d'éclairements (V-IV) et (III-II).

La feuille à l'éclairement V (fig. 17) est très fortement mamelonnée; elle présente des épaisseurs très variables : les mamelons pouvant avoir jusqu'à 145 μ d'épaisseur, et dans les dépressions qui y succèdent l'amincissement du limbe est tel qu'il peut ne présenter que 75 μ d'épaisseur. Il faut noter de plus que la nervure médiane est de dimensions très réduites, plus petite qu'aux autres éclairements.

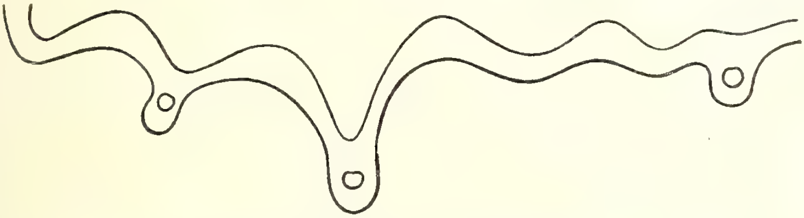


Fig. 17. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement V.

A l'éclairement IV (fig. 18) le limbe de la feuille est d'épaisseur constante et d'environ 130 μ, les vallonnements y sont bien moins accusés et, au contraire de ce qui se produit à

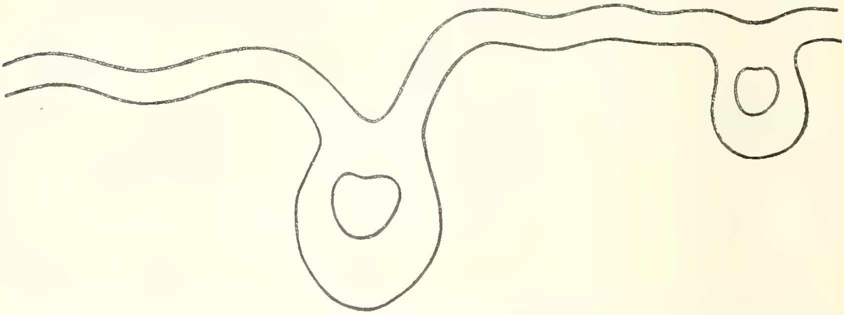


Fig. 18. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement IV.

l'éclairement précédent, la nervure médiane est fortement développée.

A l'éclairement III (fig. 19) le limbe, d'épaisseur toujours constante, est plus mince (85 μ) ; les vallonnements ne sont presque pas accusés et la nervure médiane reste forte, au moins aussi développée que celle de la feuille provenant de la plante cultivée à l'éclairement IV. A l'éclairement II (fig. 20), les vallonnements sont à peu près nuls ; l'épaisseur, toujours constante, devient encore plus faible (65 μ) et la nervure médiane est très sensiblement moins développée qu'aux éclai-

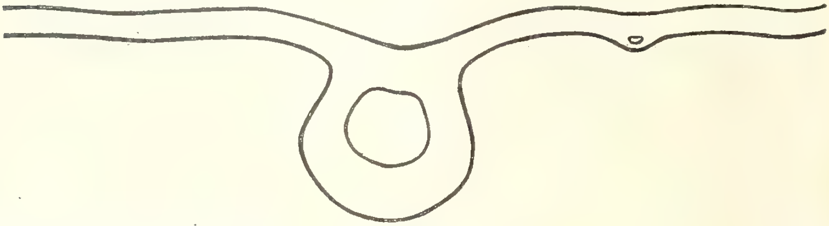


Fig. 19. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement II.

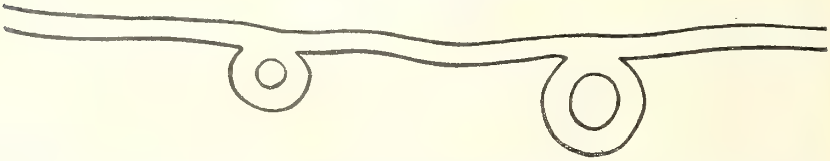
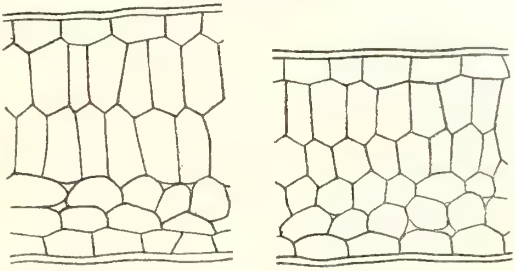


Fig. 20. — Aspect général d'une coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement II.

rements III et IV. A cet éclairement le développement global de la feuille est moins intense.

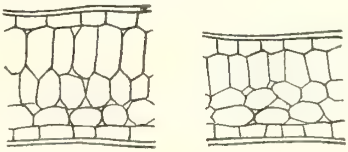
Si nous passons de la forme générale à la structure détaillée des feuilles, nous pouvons relever les différences suivantes entre les limbes des organes développés aux divers éclairements.

Il y a lieu de distinguer, aux quatre éclairements sous lesquels on a suivi stade par stade l'évolution de la plante, deux types de structure de feuilles adultes : 1° Un type correspondant aux intensités lumineuses V et IV, caractérisé par l'existence de deux assises palissadiques dans le limbe foliaire. A l'éclairement V les deux assises palissadiques sont très nettes, constituées par des éléments très allongés ; à l'éclairement IV la deuxième assise palissadique est moins bien différenciée ; 2° un type correspondant aux intensités lumineuses III et II caractérisé par l'existence d'une seule assise palissadique. Cette assise, à l'éclairement III, est nettement différenciée ; à l'éclairement II, les cellules tendent vers la forme isodiamétrique, elles sont peu allongées et en certains points toute différenciation en tissu palissadique disparaît.



Éclairements V IV

Fig. 21 et 22. — Coupes transversales de feuilles de *Teucrium Scorodonia*.



Éclairements III II

Fig. 23 et 24. — Coupes transversales de feuilles de *Teucrium Scorodonia*.

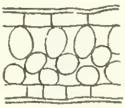


Fig. 25. — Coupe transversale de feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement I.

Si l'on considère (fig. 25) les feuilles développées à l'éclairement I, que nous avons employées dans certaines de nos expériences complémentaires relatives au chapitre V, on voit que non seulement toute différenciation en tissu palissadique disparaît, mais tout le parenchyme de la feuille est constitué par un tissu lacuneux. Il y a là, très nettement, un troisième type de structure vers lequel la feuille développée à l'éclairement II établit un passage.

Au point de vue des chloroleucites, l'examen microscopique des coupes colorées de *Teucrium Scorodonia* nous permet encore les constatations suivantes : le diamètre des chloroleucites varie chez les feuilles développées à des éclairements différents, il est maximum à l'éclairement II ; à cette intensité lumineuse le diamètre du grain de chlorophylle est compris entre 5μ,4 et 6μ,3. A l'éclairement III, il est compris entre 3μ,6 et 4μ,5. Enfin aux éclairements IV et V ce diamètre est assez difficilement appréciable; en effet, à ces éclairements, les chloroleucites présentent la forme d'ellipses très allongées, de plus ils sont accolés les uns aux autres ; toutefois certains sont à peu près circulaires et présentent un diamètre de 3 μ, 6.

Notons enfin qu'à ces éclairements V et IV, les grains de chlorophylle sont placés contre les parois des cellules, tandis qu'ils sont répartis uniformément et occupent l'ensemble de la cavité cellulaire aux éclairements III et II.

Pisum sativum. — La structure anatomique du *Pisum sativum* ne révèle rien de particulier. Comme pour le *Teucrium Scorodonia*, on trouve deux assises palissadiques nettes à l'éclairement V et une seule à l'éclairement II ; ce sont là les structures extrêmes. Aux éclairements IV et III les feuilles qui s'y sont développées présentent des structures intermédiaires.

L'épaisseur des feuilles subit, avec la diminution de l'intensité lumineuse, la même marche descendante que celle constatée pour le *Teucrium Scorodonia*, la surface du limbe restant unie quel que soit l'éclairement considéré.

Le chloroleucite, toujours accolé aux parois cellulaires, ne paraît pas avoir subi de variation de grandeur appréciable ; seule l'intensité de sa coloration est très nettement plus forte à l'éclairement II qu'à l'éclairement V.

CHAPITRE II

Énergie assimilatrice. — Sa mesure.

Quand on expose une plante à la lumière dans une atmosphère riche en acide carbonique et que l'on détermine les quantités de gaz carbonique décomposé, ce que l'on mesure c'est la résultante de l'assimilation chorophyllienne et de la respiration.

Disons de suite, la preuve en sera fournie plus loin, que dans les expériences dont nous allons rendre compte la respiration ne change pas le sens de cette résultante et le plus souvent en modifie peu la valeur. Par conséquent, dans ce qui suivra, c'est exclusivement la résultante de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration qui sera étudiée et les variations de cette résultante mesureront sensiblement les variations de l'énergie assimilatrice elle-même.

La méthode employée pour en déterminer la valeur est celle qui consiste dans l'exposition à la lumière, dans l'air confiné, de l'organe à étudier ; l'air confiné étant constitué par un mélange d'air et d'acide carbonique contenant de 10 à 12 p. 100 de ce dernier gaz,

La valeur de la résultante de la fonction chlorophyllienne et de la respiration est déterminée par le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique disparu du mélange gazeux, en ramenant par le calcul le temps d'exposition à la lumière à une heure et le poids frais de la feuille exposée à 1 gramme ; en d'autres termes, c'est le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique décomposé en une heure par l'unité de poids frais. C'est ce que nous appellerons CO^2 gramme-heure.

Appareils. — Les deux appareils qui nous ont servi pour la mesure de l'énergie assimilatrice sont la pipette à prises de gaz et l'appareil à analyse de Bonnier et Mangin.

Lorsqu'on a un grand nombre d'analyses à effectuer, la préparation fréquente de mélanges gazeux et leur analyse représente une perte de temps très appréciable ; il est avantageux de constituer au début de son travail une sorte de réservoir de mélange gazeux dans lequel on peut puiser pendant plusieurs mois. Dans ce but on utilise avec avantage le dispositif représenté par la figure 26 et constitué de la façon suivante :

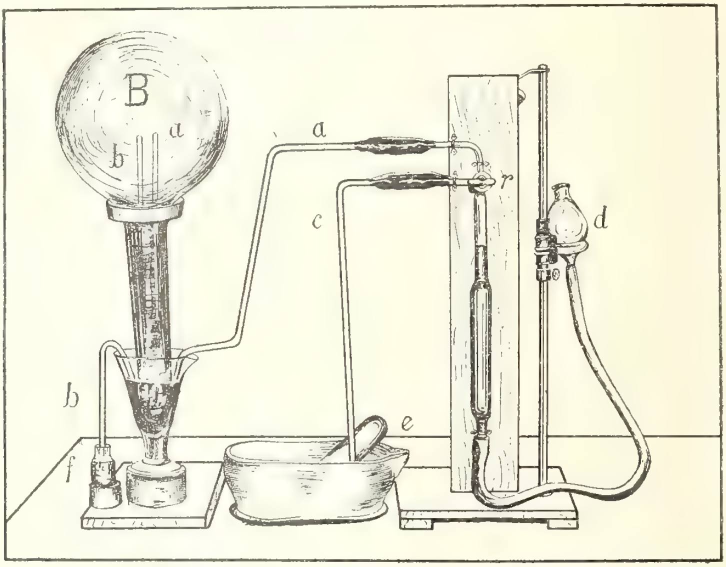


Fig. 26. — Dispositif pour la conservation et la prise du mélange gazeux.

1° La pipette à prises de gaz ordinaire ;

2° Un ballon de 6 à 12 litres, maintenu par un support en bois et reposant sur un verre à expériences rempli de mercure ;

3° Trois tubes : l'un *a* relié à la branche supérieure de l'appareil à prises et pénétrant après une série de courbures dans le col du ballon B pour se terminer, à la partie supérieure de ce ballon, dans le mélange gazeux ; l'autre *b*, également recourbé, part du ballon à peu près au même niveau que le tube *a*, traverse le col et vient aboutir dans un flacon contenant du mercure ; l'extrémité plongeant dans le flacon est fermée par un capuchon en caoutchouc et le mercure assure une obturation complète. Le petit flacon repose sur un support facile à déplacer, tel qu'un bouchon de liège. Le troisième tube *c* est en communication avec la branche horizontale inférieure de l'appareil à prises et se rend dans une cuve à mercure.

Préparation du mélange gazeux. — Il faut au préalable pratiquer un vide partiel dans le ballon. Ce vide s'obtient par la manœuvre combinée de l'ampoule *d* et du robinet à trois voies de l'appareil à prises. L'air retiré du ballon B par la voie *a* est chassé ensuite par le tube *c*. On répète cette manœuvre jusqu'à ce que la colonne de mercure monte assez haut dans le col du ballon pour affleurer à la partie sphérique; le ballon est alors prêt pour la réception du gaz carbonique.

L'acide carbonique se prépare à l'aide du bicarbonate de soude chimiquement pur, introduit dans un tube à essai et chauffé légèrement ; le tube à essai, à sa partie supérieure, porte un bouchon percé d'un trou qui laisse passer un tube de verre recourbé auquel est adapté un tube en caoutchouc. Ce dernier est mis en rapport avec l'extrémité inférieure du tube *b* que l'on a dégagé du flacon *f*.

On chauffe, CO^2 se dégage et la colonne de mercure s'abaisse dans le col du ballon. On arrête le dégagement de gaz carbonique au moment où la colonne n'atteint plus dans le col qu'un centimètre de hauteur au-dessus du niveau du mercure contenu dans le verre à expériences ; on recoiffe de son capuchon de caoutchouc l'extrémité du tube *b* et on la replonge dans le flacon *f*.

Il reste à opérer le brassage du mélange gazeux au moyen d'une série de descentes et de montées de l'ampoule *d*, le robinet *r* faisant communiquer le tube *a*, à l'exclusion du tube *c*, avec le réservoir de l'appareil à prises.

Le mélange gazeux obtenu se conserve identique à lui-même, ainsi qu'en font foi les deux analyses suivantes, la première exécutée le 26 juillet, la deuxième le 13 septembre :

	26 juillet.	13 septembre.
Prise d'essai du mélange gazeux......	486,2	482
Volume après absorption par la potasse.	433,4	429,6
Différence..............	52.8	52,4

En effectuant les calculs on trouve que le mélange gazeux renferme d'après le premier dosage 10,86 p. 100 d'acide carbonique et d'après le second 10,87.

C'est ce mélange gazeux qui a servi dans la préparation de la plupart des expériences.

PRISE DU VOLUME DE GAZ NÉCESSAIRE A UNE EXPÉRIENCE D'ASSImilation. — Pour procéder à une expérience d'assimilation, il faut introduire un volume déterminé de mélange gazeux dans une éprouvette généralement plate et contenant une feuille. Le passage d'un certain volume de gaz du ballon B dans l'éprouvette se fait par une manœuvre du robinet *r* et de l'ampoule *d*, maintes fois décrite par divers expérimentateurs.

Mais il faut connaître avec précision le volume du mélange gazeux introduit dans l'éprouvette. On pourrait croire que l'appareil à prises étant gradué à partir du robinet *r*, il suffirait de conduire dans l'éprouvette un volume déterminé de gaz, mesuré d'après cette graduation. Ce serait une erreur : car, à chaque expérience que l'on fait, la masse totale du gaz dans le ballon C diminue et la pression varie par conséquent ; de telle sorte qu'après un certain nombre d'expériences d'une même série, un volume déterminé de ce gaz mesuré dans l'appareil à prises correspond à une masse gazeuse très différente de ce même volume au début de la série de recherches.

Il faudrait donc, pour avoir toujours des résultats comparables, ramener par le calcul le volume puisé dans le ballon à une température et à une pression fixées.

On évite ces inconvénients, très réels dans le cas particulier de ce travail, par l'emploi d'éprouvettes jaugées.

La jauge des éprouvettes peut s'effectuer de la façon suivante :

La feuille est d'abord introduite dans l'éprouvette, puis on y verse un volume d'eau égal au volume de gaz que l'on veut employer ; on marque avec une étiquette le niveau d'affleurement, puis on rejette l'eau, et on remplit complètement l'éprouvette de mercure ; on la porte sur la cuve à mercure et au moyen de l'appareil à prises on introduit le gaz jusqu'au niveau marqué par l'étiquette, niveau qui détermine le volume de gaz désiré.

Ce procédé, qui dispense de tenir compte du volume des feuilles, est très pratique pour des feuilles à épiderme bien lisse ; il est défectueux pour des feuilles gaufrées, comme celles du *Teucrium Scorodonia*. Ces feuilles restent humides et retiennent des gouttelettes de mercure dont on ne peut se débarrasser. Ces gouttelettes, d'une part, forment écran, lors de l'exposition au soleil et diminuent la surface assimilante ; d'autre part, elles ont sur la feuille une action toxique qui n'est pas négligeable.

Pour remédier à cet inconvénient, j'ai jaugé les éprouvettes avant d'y introduire la feuille ; mais alors il faut tenir compte du volume de cette feuille. Comme la densité des feuilles est très sensiblement égale à l'unité, il suffit de retrancher du volume accusé par le trait de jauge, le nombre exprimant le poids frais de la feuille.

On a ainsi très exactement, le volume de gaz employé.

Choix de l'unité a laquelle il faut rapporter le volume d'acide carbonique décomposé. — On peut considérer dans une feuille, au point de vue du choix de l'unité, trois éléments : le poids frais, le poids sec et la surface.

De quoi est composé le poids frais ? D'éléments actifs et d'autres inactifs dans l'assimilation chlorophyllienne. Or, parmi les éléments inactifs dans le phénomène chlorophyllien, la plus grande masse est certainement représentée par la cellulose, la lignine et l'eau ; cellulose et lignine d'une part, eau d'autre part, modifient en *sens contraire* leurs valeurs respectives sous l'influence des diverses intensités lumineuses auxquelles sont soumises les plantes (voir chapitre I). Il est vraisemblable que les variations de signe contraire de ces deux groupes d'éléments inactifs ne se compensent pas exactement ; mais il est permis de penser que ces variations tendent à maintenir à un même taux le rapport de la substance active au poids frais pour les diverses feuilles développées aux différents éclairements.

Par conséquent, les rapports existant entre les poids frais des feuilles développées aux divers éclairements rendront compte d'une manière assez satisfaisante des rapports existant entre les masses actives des mêmes feuilles développées aux mêmes éclairements.

Voyons maintenant de quoi est composé le poids sec. Il est composé, comme le poids frais, d'éléments actifs et d'éléments inactifs dans l'assimilation chlorophyllienne, mais ces derniers éléments ne sont plus représentés que par la cellulose et la lignine. Or la cellulose et la lignine augmentent avec l'éclairement ; par suite les rapports de la substance active au poids sec total varient à chacun des éclairements, sont d'autant plus différents que l'on considère des éclairements plus éloignés, et cette variation n'est pas équilibrée, comme dans le cas du poids frais, par une variation en sens contraire, celle de la teneur en eau.

Par conséquent les rapports existant entre les poids secs des feuilles développées aux divers éclairements rendront compte d'une manière beaucoup moins exacte des rapports existant entre les masses actives de ces feuilles ; le choix de l'unité de poids frais comme unité à laquelle il faut rapporter la quantité d'acide carbonique décomposé, afin de mesurer les diverses énergies assimilatrices, se trouve donc plus justifié que le choix de l'unité de poids sec.

Considérons maintenant notre troisième élément, c'est-à-dire la surface.

Nous avons vu que par unité de poids frais cette grandeur varie beaucoup avec l'éclairement (Ch. I) ; la variation est surtout très importante chez le *Teucrium Scorodonia.*

Chez cette plante, la surface pour un même poids frais est à l'éclairement II environ deux fois plus grande qu'à l'éclairement V; à tel point qu'une même unité de surface représente à l'éclairement II, en poids, 55 parties de feuilles, alors qu'à l'éclairement V cette même unité en représente 108 parties.

Si nous rapportions donc à l'unité de surface le nombre de centimètres cubes d'acide carbonique décomposé, nous exprimerions l'énergie assimilatrice de 108 parties de feuilles à l'éclairement V et de 55 parties seulement à l'éclairement II.

Il y a de fortes présomptions pour que l'énergie assimilatrice d'une quantité de substance active représentée par le nombre 108 soit, dans n'importe quelle condition de luminosité, supérieure à celle représentée par le nombre 55.

En tout cas, des variations de peu d'importance ne pourraient être constatées.

Ce sont ces considérations qui nous ont fait, dans notre travail, abandonner l'unité de surface et rapporter l'énergie assimilatrice à l'unité de poids frais ; nous avons vu plus haut que le poids frais d'une feuille est assez sensiblement proportionnel aux quantités de matière vivante entrant en jeu.

On peut faire au choix de l'unité de poids frais l'objection suivante :

En choisissant l'unité de poids frais, on compare d'un côté une grande surface, de l'autre une surface petite ; la quantité de lumière reçue par la grande surface est plus grande que celle reçue par la petite et l'assimilation sera donc plus intense pour la première que pour la seconde.

On peut schématiser ainsi les deux surfaces à comparer et leurs tissus correspondants, lorsqu'on se sert de l'unité de poids frais :

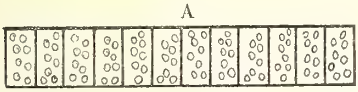


Fig. 27. — Feuille mince à grande surface.

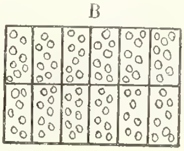


Fig. 28. — Feuille épaisse à petite surface.

La lumière reçue par la feuille A est évidemment plus grande que celle reçue par la feuille B ; mais cette lumière reçue en A n'est pas entièrement utilisée pour avoir traversé une assise de cellules à chlorophylle (Griffon) (1) ; une partie seulement de la lumière reçue en A est utilisée.

En B la lumière reçue est moins grande ; mais elle est utilisée d'une façon plus complète, elle agit encore sur la chlorophylle de la deuxième assise et au total la lumière sous cette plus faible surface peut frapper des quantités aussi grandes de chloroleucites.

La différence réside plutôt dans la manière dont tissus et chloroleucites sont disposés. Le dispositif A est celui des feuilles développées à une faible lumière ; le dispositif B est celui des feuilles développées à une forte intensité lumineuse.

Schématisons les dispositifs A et B lorsqu'on compare les unités de surface :

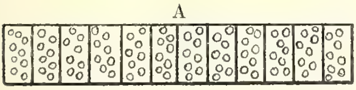


Fig. 29. — Feuille mince de poids faible.

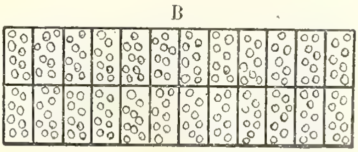


Fig. 30. — Feuille épaisse et de poids fort.

En A et en B les quantités de lumière reçues sont égales, mais en B la lumière est utilisée par une quantité double de chloroleucites ; il semble donc qu'on ne puisse rapprocher les résultats ; B, dans presque tous les cas et surtout dans le cas d'une vive lumière, aura, rapportée à l'unité de surface, une énergie assimilatrice plus grande que A.

---

(1) *Loc. cit.*

Si nous considérons que la densité des feuilles vertes et fraîches est très voisine de 1, nous verrons que l'unité de poids frais choisie n'est autre chose que l'unité de volume, et il paraît logique d'admettre que, sous un même volume, des feuilles vertes de constitution identique devront avoir la même énergie assimilatrice ; que si la structure est différente, nous devrons avoir — une même quantité d'éléments entrant en jeu — des énergies assimilatrices différentes, tout au moins vis-à-vis d'une même intensité lumineuse ; enfin des énergies assimilatrices semblables dans le cas de luminosités différentes et d'adaptation de la structure à ces luminosités.

Durée de l'exposition a la lumière. — Pendant la durée d'une expérience la teneur du mélange gazeux en gaz carbonique diminue progressivement par suite même du phénomène de l'assimilation. Or cette teneur n'est pas sans influence sur l'intensité de l'énergie assimilatrice. Par conséquent la durée de l'expérience ne doit pas être trop longue. Des expériences nombreuses déjà faites à ce point de vue ont montré que l'assimilation se produit dans des conditions suffisamment identiques à elles-mêmes quand la proportion d'acide carbonique ne varie que dans les limites de 5 à 10 p. 100. D'autre part, l'expérience doit durer assez longtemps pour que les résultats obtenus soient suffisamment accentués. Il y avait donc lieu de faire des expériences préalables, pour savoir combien de temps devait approximativement durer l'exposition à la lumière suivant l'intensité lumineuse, avec un poids donné de feuilles assimilant dans un volume donné de mélange gazeux.

Des expériences multipliées, avec au début 10 p. 100 environ de gaz carbonique, ont fourni un ensemble de résultats que l'on peut résumer de la manière suivante :

Le volume du mélange gazeux dans lequel on fait assimiler la feuille doit être exprimé, en centimètres cubes, par le même nombre que celui qui donne en centigrammes le poids frais de la feuille.

Suivant l'intensité lumineuse, la durée de l'expérience peut varier entre vingt minutes et une heure et demie.

Il va sans dire que si le volume gazeux total était plus grand par rapport au poids de la feuille, l'expérience pourrait durer plus longtemps.

Ci-dessous se trouvent relatés les résultats obtenus dans une série d'expériences faites dans les conditions de poids de feuilles et de volume de mélange gazeux qui viennent d'être indiquées.

1 gramme de poids frais de feuille a décomposé dans une heure :

$2^{\text{cmc}},7$ d'acide carbonique par un temps couvert avec pluie fine par instants.
$5^{\text{cmc}},2$ par un temps couvert avec nuages blancs.
$7^{\text{cmc}},4$ par un beau soleil mais avec nuages blancs dans le ciel.
$8^{\text{cmc}},9$ par un beau soleil avec ciel entièrement découvert.

Le calcul montre alors que pour faire descendre la proportion de gaz carbonique de 10 à 5 p. 100 il faut :

Dans le premier cas	(intensité lumineuse A.)	1 h. 51 m.
— deuxième cas	(— B.)	0 h. 58 m.
— troisième cas	(— C.)	0 h. 40 m.
— quatrième cas	(— D.)	0 h. 33 m.

Ces nombres représentent la durée maxima d'une expérience aux éclairements considérés. Mais il est préférable de se tenir au-dessous de ces temps, sans toutefois s'écarter trop des chiffres que nous venons de rapporter, afin d'avoir toujours des volumes d'acide carbonique décomposé assez considérables.

Il restera à l'expérimentateur à apprécier chaque fois l'intensité lumineuse dont il dispose et à juger, d'après cette intensité, de la durée qu'il devra consacrer à son expérience.

Les quatre intensités lumineuses considérées (A. B. C. D.) se sont produites du 15 juin au 15 septembre, à une heure à peu près identique, toujours comprise entre 10 h. 30 et 12 h. 30.

On comprend facilement que si on veut opérer à des intensités lumineuses voisines il faut choisir un même temps clair, à une heure toujours pareille. Voici, à titre d'exemple, quelques chiffres obtenus par un beau temps très lumineux à des heures différentes. Ces expériences ont eu lieu du 16 au 27 septembre, avec des feuilles de *Teucrium Scorodonia* développées en plein soleil.

Heure de l'expérience d'assimilation.	Valeur de CO^2 gramme-heure.
De 11 heures à midi	6,26
De 1 heure à 2 heures	4,47
De 2 heures à 3 heures	2,92
De 3 h. 30 à 4 h. 30	1,66

Dispositif employé pour l'exposition a la lumière. — Le dispositif varie avec chacune des trois séries d'expériences effectuées. Nous nous proposons en effet :

1° D'étudier l'assimilation aux mêmes intensités lumineuses que celles sous lesquelles les diverses feuilles se sont développées.

2° D'étudier l'assimilation à un même éclairement — qui est la lumière solaire directe — des feuilles développées aux diverses intensités lumineuses.

3° De comparer, pour une feuille donnée, son assimilation à la lumière solaire directe et à l'intensité lumineuse dans laquelle cette feuille s'est développée.

Lorsque nous nous sommes contentés de rechercher l'intensité de l'énergie assimilatrice des différentes feuilles à la lumière solaire, le dispositif employé pour l'exposition à lumière a été le suivant : nous avons plongé les éprouvettes contenant les feuilles, dans une cuve en verre à faces parallèles pleine d'eau constamment renouvelée (fig. 31). Quand nous avons dû mesurer l'énergie assimilatrice pour les feuilles des différentes plantes, aux luminosités mêmes sous lesquelles ces plantes ont été cultivées, nous avons employé le dispositif suivant (fig. 32) :

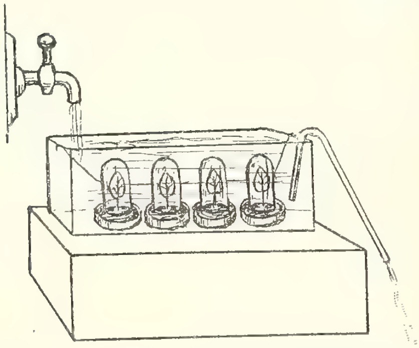


Fig. 31. — Dispositif pour l'assimilation à la lumière solaire directe.

Nous avons fait construire une réduction des abris sous lesquels les plantes se développent ; ces abris réduits consistent en de petits cubes des mêmes toiles que celles qui constituent les tentes-abris.

Nous avons fait assimiler les feuilles en plaçant les éprouvettes sous ces abris réduits. Une difficulté se présentait : obtenir l'égalité de température dans toutes les éprouvettes ; cette égalité de température est obtenue au moyen d'une circulation d'eau froide autour des éprouvettes.

Chaque éprouvette est placée sur un petit cristallisoir contenant du mercure et le tout plongé dans un grand cristallisoir dans lequel l'eau circule. La figure 32 indique le dispositif adopté pour obtenir ce résultat. Les quatre grands cristallisoirs sont disposés à la suite les uns des autres en gradins ; le premier est exposé à la lumière solaire directe, les autres recouverts respectivement des cubes en toile qui y réalisent l'éclairement voulu. Le premier cristallisoir, le plus élevé, reçoit directement l'eau venant d'une conduite générale, et des siphons traversant les faces supérieures des cubes de toile conduisent cette eau successivement dans les trois autres cristallisoirs.

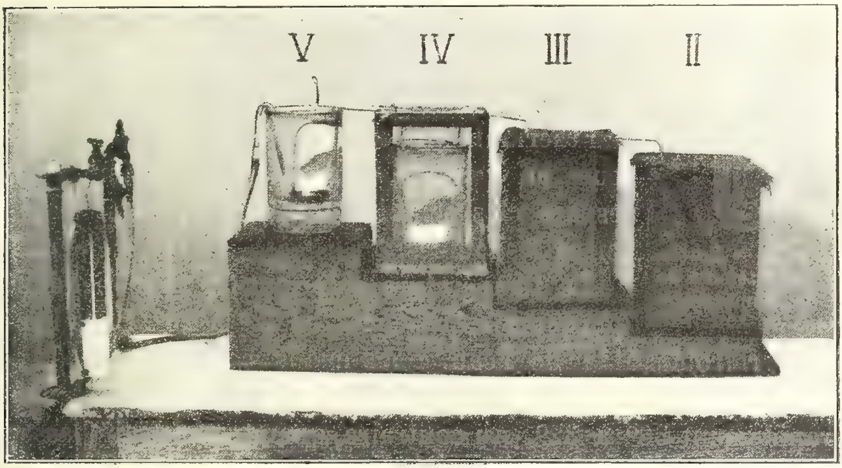


Fig. 32. — Dispositif pour l'assimilation aux éclairements sous lesquels les feuilles se sont développées.

La base du bâti en bois qui supporte tous les cristallisoirs et repose sur une table présente une légère incurvation ; on peut ainsi aisément faire pivoter ce bâti sur lui-même. En pratiquant cette opération de temps en temps, à mesure que le soleil tourne, on maintient toujours la direction de la lumière incidente sensiblement perpendiculaire à la surface des feuilles. Cette dernière condition est encore plus parfaitement obtenue par ce fait que l'on incline légèrement les éprouvettes dans le sens convenable.

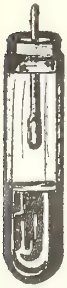


Fig. 33. — Éprouvette témoin de la température.

Pour constater si la température reste constante dans l'atmosphère gazeuse ou sont les feuilles, on place dans le premier cristallisoir, à côté de l'éprouvette en expérience, une éprouvette témoin. Cette dernière (fig. 33) est fermée à sa partie supérieure par un bouchon que traverse un thermomètre, et au fond on a placé du mercure en quantité suffisante pour délimiter un espace clos semblable à celui où sont enfermées les feuilles.

La température extérieure a été pendant plusieurs expériences de 22° à 26°. Sans l'action refroidissante de l'eau, nous avons constaté que dans l'espace clos contenant les feuilles la température atteignait rapidement 30° à 32°. Au contraire, quand on faisait passer le courant d'eau, le thermomètre de l'éprouvette témoin dont nous venons de parler se maintenait à 18° ou 18°,5. Ce résultat est d'autant plus satisfaisant que c'est dans l'éprouvette exposée à la lumière solaire directe que l'on devait craindre surtout une élévation de température.

Par conséquent, la seule différence qui existait entre les milieux réalisés dans les éprouvettes était l'intensité de l'éclairement.

Pour pouvoir comparer, chez plusieurs feuilles données, l'énergie assimilatrice produite à la lumière solaire directe à l'énergie assimilatrice produite aux lumières sous lesquelles ces feuilles se sont développées, nous modifions le dispositif précédent de la manière suivante : le premier cristallisoir est remplacé par une cuve à faces parallèles dans laquelle nous avons placé quatre éprouvettes contenant chacune une feuille développée à l'un des quatre éclairements considérés. Les trois dernières éprouvettes de cette cuve fournissent les éléments de comparaison avec les trois feuilles que l'on fait assimiler en même temps sous les trois cubes de toile du dispositif précédent.

Marche d'une expérience d'assimilation. — La récolte des feuilles a toujours été faite vers neuf ou dix heures du matin; il faut déterminer immédiatement le poids frais de chaque feuille et, rapidement, les feuilles pesées sont ensuite introduites dans les éprouvettes jaugées.

On remplit de mercure avec précaution les éprouvettes contenant les feuilles; l'une d'elles, qui sera la première, est renversée sur la cuve à mercure, en évitant toute entrée d'air, puis, à l'aide de l'appareil à prises, la quantité de mélange gazeux reconnue nécessaire est introduite. Le gaz doit être introduit lentement, par petites bulles, car l'arrivée brusque d'une trop grosse masse gazeuse fait baisser très rapidement le niveau du mercure et celui-ci entraîne avec lui la feuille et la froisse fortement.

Il reste encore à introduire, et cela à l'aide d'un tube capillaire recourbé et effilé, une gouttelette d'eau. A ce moment, l'éprouvette est portée à l'obscurité sous une cloche de verre enduite de vernis noir.

Il faut éviter avec soin un excès dans l'addition d'eau, à cause des différences de solubilité de l'oxygène et du gaz carbonique dans ce liquide, différences qui détermineraient des modifications importantes dans la composition du mélange gazeux avant l'expérience d'assimilation. La gouttelette d'eau est destinée à préserver la feuille des vapeurs de mercure.

On opère de même pour toutes les feuilles qui doivent être soumises à l'expérience, et ce n'est que lorsque cette première partie de la mise en marche est terminée qu'on place rapidement les diverses éprouvettes à la lumière dans les cristallisoirs qui leur sont destinés. De cette façon toutes les feuilles sont exposées à une intensité lumineuse identique. Pour qu'elles y demeurent le même temps, il faut, à la fin de l'expérience, retirer les diverses éprouvettes dans le même ordre que celui qui a été suivi pour leur exposition à la lumière.

A mesure qu'elles sont retirées de la lumière, les éprouvettes sont reportées sous une cloche noircie. Puis, dans chacune, il reste à faire une prise de gaz. Les prises de gaz s'effectuent en faisant passer des éprouvettes ci-dessus, et à l'aide de l'appareil à prises de gaz, une fraction du mélange gazeux dans un petit tube à analyse préparé à cet effet.

Tous ces petits tubes, soigneusement étiquetés, sont placés sur le mercure, dans des verres à expériences, et l'analyse des divers mélanges gazeux qu'ils contiennent peut se pratiquer à loisir.

Les analyses ont été faites à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. Nous les avons exécutées avec les précautions nécessaires pour obtenir les résultats les plus précis. Les lectures à cet appareil ont été faites au moyen de la loupe de Brücke.

ASSIMILATION DE MOITIÉS DE FEUILLES OU DE FEUILLES ENTIÈRES. — Pour avoir les matériaux le plus comparable possible, il peut être recommandé de se servir de deux moitiés d'une même feuille, au lieu de se servir de deux feuilles entières choisies très semblables, mais toujours cependant quelque peu différentes.

J'ai constaté que l'énergie assimilatrice des feuilles mutilées de *Teucrium Scorodonia* était considérablement diminuée et dans des proportions variables avec les feuilles observées.

Pour le *Pisum sativum*, j'ai obtenu des résultats plus satisfaisants, cependant j'ai adopté, pour les deux espèces, l'emploi de feuilles entières qui présentent l'avantage de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles.

Les feuilles comparées ont été choisies intactes. Elles correspondent, pour le *Teucrium Scorodonia*, aux deux feuilles opposées d'un même entre-nœud, et, pour le *Pisum sativum*, à deux folioles opposées d'une même feuille.

Voici, à titre d'exemple, les résultats obtenus avec des feuilles semblables, à une même luminosité :

Teucrium Scorodonia, 10 septembre, CO^2 gramme-heure.	2,65 2,98
Teucrium Scorodonia, 20 septembre, CO^2 gramme-heure.	7,56 7,18 7,28
Pisum sativum, 22 août, CO^2 gramme-heure	3,40 3,49 3,18

Les résultats obtenus sont donc suffisamment voisins pour justifier l'emploi des feuilles entières.

On doit, bien entendu, porter toute son attention sur la teinte des feuilles, qui doit être semblable pour les deux feuilles comparées.

Une feuille vert jaunâtre de *Teucrium Scorodonia* nous a donné pour valeur de l'énergie assimilatrice en CO^2 gramme-heure 6,02 tandis que la feuille opposée, qui avait la teinte verte normale, donnait, dans les mêmes conditions de luminosité, 8,21 (12 août).

CHAPITRE III

ÉNERGIE ASSIMILATRICE AUX ÉCLAIREMENTS SOUS LESQUELS LES FEUILLES SE SONT DÉVELOPPÉES.

L'objet de ce chapitre est de mesurer et comparer l'énergie assimilatrice des feuilles développées sous les divers éclairements, le phénomène de l'assimilation ayant lieu aux éclairements respectifs sous lesquels ces feuilles se sont développées.

L'énergie assimilatrice que nous obtenons ainsi n'est pas celle des plantes entières, mais celle d'une de leurs feuilles ou folioles, prise à un stade déterminé du développement de l'individu; nos conclusions par conséquent ne porteront d'une manière directe que sur les modifications de l'énergie assimilatrice chez la feuille; nous verrons cependant qu'il sera parfois possible d'étendre ces conclusions à la plante entière.

Les plantes en expériences sont, nous l'avons dit, le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia*, et les mesures de l'énergie assimilatrice ont été effectuées à différents stades du développement de la plante.

Pour le *Pisum sativum*, les quatre stades observés ont été : deux feuilles développées, quatre feuilles développées, plante en fleurs et plante en fruits. Pour le *Teucrium Scorodonia*, il n'y a eu que trois stades étudiés, correspondant à quatre, six et douze feuilles développées; la plante ayant été étudiée dans la première année de son développement, les stades de la floraison et de la fructification n'ont pu être envisagés.

Exposition des résultats. — Les résultats sont exposés de la façon suivante : à chaque stade du développement sont indiqués pour chaque feuille : 1° le détail des analyses à partir de la prise d'essai du mélange gazeux ; 2° les nombres représentant la proportion de gaz carbonique du mélange gazeux après assimilation ; 3° les éléments pour le calcul de l'énergie assimilatrice en CO^2 gramme-heure.

Les nombres représentant la valeur de CO^2 gramme-heure sont réunis dans un tableau qui facilite les comparaisons.

Pour chaque plante les résultats sont interprétés à l'aide de courbes. On obtient ces courbes en portant sur la ligne des abscisses les éclairements et en ordonnées les valeurs correspondantes de l'énergie assimilatrice des différentes feuilles.

Dans cet exposé de résultats :

p représente le poids frais de la feuille exprimé en milligrammes ;

v, le volume en centimètres cubes du mélange gazeux employé pour constituer l'atmosphère confinée ;

t, la température ;

d, la durée de l'expérience exprimée en heures ;

m, la proportion pour cent de gaz carbonique du mélange gazeux avant chaque expérience ;

m', la proportion pour cent de gaz carbonique restant après l'assimilation.

Pour obtenir la valeur de CO^2 gramme-heure, c'est-à-dire le nombre de centimètres cubes de gaz carbonique décomposé en une heure par un *gramme* de poids frais de feuilles, il suffit d'appliquer la formule suivante :

$$CO^2 \text{ gramme-heure} = \frac{10\,v\,(m - m')}{pd}.$$

L'explication de cette formule est la suivante :

Le volume de gaz carbonique existant au début de l'expérience est évidemment, exprimé en centimètres cubes, $\frac{m}{100}\,v$; le volume de ce même gaz à la fin de l'expérience est $\frac{m'}{100}\,v$; le volume décomposé est donc $\frac{(m-m')}{100}\,v$.

Ce volume a été décomposé pendant une durée *d*, et par un poids *p* de la feuille ; la quantité décomposée par un milligramme de feuilles en une heure sera $\frac{(m - m')v}{100 \times pd}$, et, si l'on rapporte à un gramme de feuilles, ce poids sera mille fois plus grand, soit $\frac{(m - m')v}{100 \times pd} 1000$ ou en simplifiant $\frac{10v(m - m')}{pd}$.

Les nombres ainsi trouvés correspondent à la résultante de l'assimilation et de la respiration ; les volumes réels de gaz carbonique décomposé dans le phénomène chlorophyllien sont donc plus forts que ne l'indiquent les nombres des différents tableaux.

Une série d'expériences ont été faites pour apprécier la valeur des différences qui existent entre les résultats que nous indiquerons et ceux qui représentent réellement l'assimilation chlorophyllienne. Les deux tableaux ci-dessous donnent la valeur de CO^2 gramme-heure dans les deux cas et la différence représentant le phénomène respiratoire.

Valeur de CO^2 gramme-heure pour le *Pisum sativum*.

ÉCLAIREMENTS. (1)	RÉSULTANTE de l'assimilation et de la respiration. (2)	ASSIMILATION seule. (3)	DIFFÉRENCE en plus ou respiration. (4)
II................	1,17	1.71	0,54
III................	1,44	2,27	0,83
IV................	3,66	4,23	0,57
V................	5,20	5,86	0,66

Valeur de CO^2 gramme-heure pour le *Teucrium Scorodonia*.

ÉCLAIREMENTS.	RÉSULTANTE de l'assimilation et de la respiration.	ASSIMILATION seule.	DIFFÉRENCE en plus ou respiration.
II................	3,89	4,61	0,72
III........	6,88	7,82	0,94
IV................	5,70	6,75	1,05
V................	6,63	7,40	0,77

On voit que les chiffres de la deuxième et de la troisième colonne de chacun des tableaux restent du même ordre de grandeur relatif. Cela nous permettra dans la suite de prendre toujours la résultante comme mesurant avec une approximation suffisante l'énergie assimilatrice.

Cette manière de faire est d'autant plus justifiée que toutes nos expériences sont comparatives, et que si le rapport existant entre les échanges respiratoires et chlorophylliens varie avec l'éclairement, ces variations ne peuvent changer en rien le sens des relations constatées.

Ceci posé, voici dans leur détail les opérations effectuées et les résultats obtenus :

A. Pisum sativum.

PREMIER STADE : DEUX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 60$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	490
Volume après absorption par KOH	441,5
CO^2	48,5
CO^2 p. 100 ou m'	9,90
CO^2 gramme-heure	1,60

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 61$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	479,8
Volume après absorption par KOH	438,9
CO^2	40,9
CO^2 p. 100 ou m'	8,53
CO^2 gramme-heure	3,82

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 86$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	489,2
Volume après absorption par KOH	453,5
CO^2	35,7
CO^2 p. 100 ou m'	7,30
CO^2 gramme-heure	4.08

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 81{,}6$ $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	488,2
Volume après absorption par KOH	459,4
CO^2	28,8
CO^2 p. 100 ou m'	5,90
CO^2 gramme-heure	6,08

			Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure.
Résumé des résultats :	Feuille développée à l'éclairement	II.	II	1,60
	— —	III.	III	3,82
	— —	IV.	IV	4,08
	— —	V.	V	**6,08**

Nous voyons d'après cette série de résultats qu'au stade deux feuilles développées, c'est-à-dire après un très court séjour sous les abris, l'énergie assimilatrice des feuilles, mesurée à une intensité lumineuse identique à celle sous laquelle ces feuilles se sont développées, est d'autant plus grande que cette intensité est plus forte.

L'énergie assimilatrice maxima été trouvée à l'intensité lumineuse maxima et, si l'on considère des intensités lumineuses décroissantes, on constate que les diverses énergies assimilatrices correspondantes prennent aussi des valeurs décroissantes.

Deuxième stade : Quatre feuilles développées.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 81$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	501,9
Volume après absorption par KOH	452,5
CO^2	49,4
CO^2 p. 100 ou m'	9,84
CO^2 gramme-heure	1,89

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 128$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	493,8
Volume après absorption par KOH	450,6
CO^2	43,2
CO^2 p. 100 ou m'	8,75
CO^2 gramme-heure	2,47

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 162$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	484,0
Volume après absorption par KOH	460,3
CO^2	23,7
CO^2 p. 100 ou m'	4,90
CO^2 gramme-heure	5,52

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 159$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	487,6
Volume après absorption par KOH	472,0
CO^2	15,6
CO^2 p. 100	5,32
CO^2 gramme-heure	5,23

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement II.	II	1,89
	— — III.	III	2,47
	— — IV.	IV	**5,52**
	— — V.	V	**5,23**

Nous voyons ici qu'à un stade plus avancé, après un séjour plus long sous les abris, les feuilles, au point de vue de l'énergie assimilatrice, se divisent en deux groupes : II-III et IV-V. Dans le groupe IV-V, la feuille développée à l'éclairement IV et assimilant à cette même intensité lumineuse IV possède une énergie assimilatrice sensiblement égale à celle de la feuille développée à l'éclairement V et assimilant à cette même intensité lumineuse V. Or les résultats exposés dans le chapitre Ier montrent que la feuille développée à l'éclairement IV renferme plus de chlorophylle que la feuille développée à l'éclairement V; on pourrait donc expliquer les valeurs semblables de l'énergie assimilatrice pour des intensités lumineuses différentes (IV et V) par une différence dans le contenu chlorophyllien.

L'augmentation de la chlorophylle dans la feuille développée à l'éclairement IV compenserait — au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens — la diminution de l'intensité lumineuse à laquelle cette feuille se trouve exposée.

Dans le groupe II-III on constate que les valeurs des énergies assimilatrices mesurées restent sensiblement proportionnelles aux valeurs des intensités lumineuses auxquelles les feuilles se trouvent exposées.

Or, les résultats mis en évidence dans le chapitre I^er^ montrent que la feuille développée à l'éclairement II renferme une proportion de chlorophylle identique à celle de la feuille développée à l'éclairement III. Nous venons de voir que l'identité de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement IV et de celle de la feuille développée à l'éclairement V peut s'expliquer par ce fait que la diminution de l'intensité lumineuse est compensée par l'augmentation du contenu chlorophyllien. La moindre intensité de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II par rapport à celle de la feuille développée à l'éclairement III s'explique alors par ce fait que la diminution de l'intensité lumineuse n'est pas compensée par une augmentation du contenu chlorophyllien. Nous trouvons donc ici une confirmation de l'hypothèse formulée plus haut.

Si maintenant nous comparons les feuilles du groupe II-III à celles du groupe IV-V au point de vue de l'énergie assimilatrice, nous constatons que cette énergie a une valeur bien moindre dans le premier groupe que dans le second.

D'autre part les résultats du chapitre I^er^ nous montrent cependant que ces feuilles du premier groupe, à énergie assimilatrice faible, contiennent plus de chlorophylle que celles du deuxième groupe, à énergie assimilatrice forte.

La plus grande quantité de chlorophylle des feuilles du premier groupe ne suffit donc pas, au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens, à compenser ici la diminution d'intensité lumineuse.

Troisième stade : Floraison.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 80$; $v = 20$; $d = 3$; $m = 11{,}10$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	397,7
Volume après absorption par KOH	362,5
CO^2	35,2
CO^2 p. 100 ou m'	8,85
CO^2 gramme-heure	1,88

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 206$; $v = 20$; $d = 3$; $m = 11{,}10$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	397,
Volume après absorption par KOH	384,0
CO^2	13,8
CO^2 p. 100 ou m'	3,47
CO^2 gramme-heure	2,47

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 230$; $v = 40$; $d = 3$; $m = 11,10$; $t = 18^o,5$.

Prise d'essai : volume initial	401,0
Volume après absorption par KOH	384,7
CO^2	16,3
CO^2 p. 100 ou m'	4,07
CO^2 gramme-heure	4,08

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 227$; $v = 40$; $d = 3$; $m = 11,10$; $t = 18^o,5$.

Prise d'essai : volume initial	406,0
Volume après absorption par KOH	390,9
CO^2	15,1
CO^2 p. 100 ou m'	3,72
CO^2 gramme-heure	4,33

Résumé des résultats :		Mise à assimiler à l'éclairement	CO^2 gramme-heure
Feuille développée à l'éclairement	II.	II	1,88
— —	III.	III	2,47
— —	IV.	IV	**4,08**
— —	V.	V	**4,33**

A ce troisième stade nous trouvons, comme au stade précédent (4 feuilles développées), des valeurs à peu près semblables pour les énergies assimilatrices des feuilles développées à l'éclairement IV assimilant à la luminosité IV et des feuilles développées à l'éclairement V assimilant à la luminosité V; cette similitude s'explique, comme précédemment, par une plus grande quantité de chlorophylle dans les feuilles développées à une moindre lumière.

La division en deux groupes reste accusée; les feuilles II et III (premier groupe) ne peuvent arriver à compenser le peu de lumière mise à leur disposition, et les valeurs de leurs énergies assimilatrices sont toujours très faibles et éloignées de celles du deuxième groupe, et proportionnelles aux diverses valeurs des intensités lumineuses.

QUATRIÈME STADE : FRUCTIFICATION.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 49$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	461,4
Volume après absorption par KOH	416.9
CO^2	44,5
CO^2 p. 100 ou m'	9,64
CO^2 gramme-heure	2,50

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 103{,}6$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	467,8
Volume après absorption par KOH	425,4
CO^2	42,4
CO^2 p. 100 ou m'	9,06
CO^2 gramme-heure	3,47

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 188$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	457,8
Volume après absorption par KOH	439,9
CO^2	17,9
CO^2 p. 100 ou m'	3,92
CO^2 gramme-heure	7,38

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 145$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	445,1
Volume après absorption par KOH	423,0
CO^2	22,1
CO^2 p. 100 ou m'	4,97
CO^2 gramme-heure	8,12

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille développée à l'éclairement II.	II	2,50
	— — III.	III	3,47
	— — IV.	IV	**7,38**
	— — V.	V	**8,12**

Les résultats ci-dessus sont du même ordre que ceux obtenus aux deux stades précédents ; les énergies assimilatrices des feuilles développées aux éclairements IV et V restent voisines.

Le groupe à énergie assimilatrice faible est toujours constitué par les feuilles développées aux éclairements II et III, qui n'ont pu compenser suffisamment le manque de luminosité malgré l'augmentation de leur contenu chlorophyllien et malgré les diverses modifications de leur morphologie externe et interne mises en évidence dans le chapitre Ier.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice des feuilles de *Pisum sativum* assimilant aux différentes intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont développées (1).

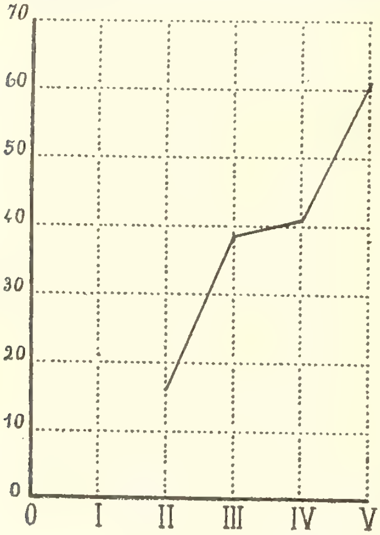


Fig. 34. — Stade 2 feuilles développées.

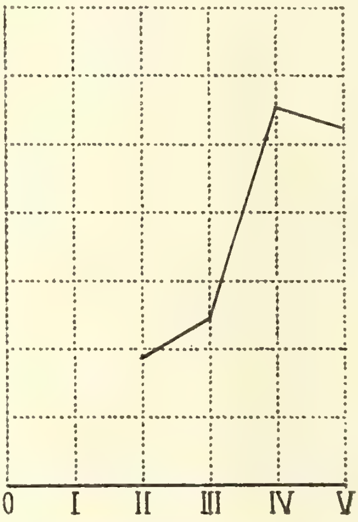


Fig. 35. — Stade 4 feuilles développées.

Les conclusions partielles mises en évidence par ces courbes peuvent être résumées de la façon suivante :

a) Au premier stade, il y a augmentation constante de l'énergie assimilatrice avec l'intensité lumineuse.

b) Aux stades suivants, les feuilles se divisent en deux groupes :

D'une part, les feuilles développées aux éclairements II et III;

---

(1) Les résultats qui ont servi à établir chacune de ces courbes sont bien comparables entre eux, car ils proviennent d'expériences effectuées le même jour et dans le même temps ; mais on ne peut comparer d'une manière absolue différentes courbes entre elles. Les valeurs relatives des différentes intensités lumineuses sont bien les mêmes pour toutes les courbes, mais la valeur absolue d'un même éclairement diffère dans les diverses courbes, étant donné que les expériences ont été effectuées à des saisons et des jours différents.

22 APR 1913

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVII. Nos 2 à 4.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 2 à 4

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Mai 1913.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.		30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.

22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger.............. 30 fr.

D'autre part, celles développées aux éclairements IV et V.

Dans ce second groupe la feuille développée à l'éclairement IV, grâce à son contenu chlorophyllien et peut-être aussi grâce à des modifications morphologiques, arrive à compenser, au point de vue des échanges gazeux chlorophylliens, son infériorité d'éclairement par rapport à la feuille développée à l'éclairement V. La feuille développée à l'éclairement IV est en effet mise à assimiler à l'intensité lumineuse IV, tandis que la feuille développée à l'éclairement V est mise à assimiler à l'intensité lumineuse V, plus forte que l'intensité lumineuse IV.

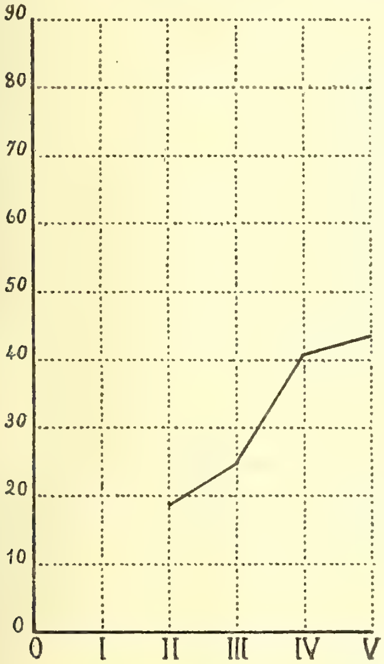


Fig. 36 — Floraison.

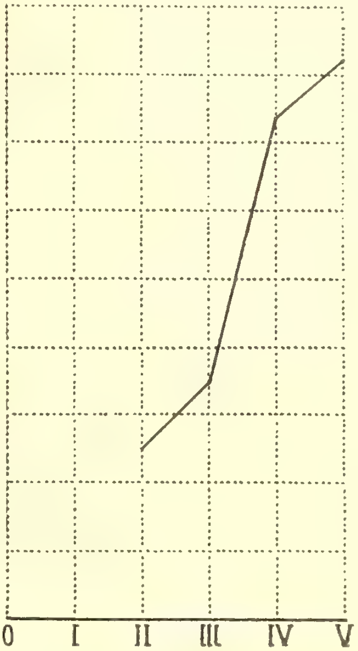


Fig. 37. — Fructification.

Dans le groupe constitué par les feuilles développées aux éclairements II et III, le défaut d'intensité lumineuse lors de l'assimilation n'est pas suffisamment compensé par l'augmentation de la chlorophylle. Les énergies assimilatrices mesurées sont beaucoup plus faibles que celles des feuilles du groupe IV-V, et elles sont simplement proportionnelles aux valeurs des intensités lumineuses II et III auxquelles les feuilles se trouvent exposées.

Les intensités lumineuses II et III employées étant respectivement égales au tiers et à la moitié de l'intensité lumineuse V, les énergies assimilatrices des feuilles développées aux éclairements II et III sont en effet à peu près égales respectivement au tiers et à la moitié des valeurs mesurées pour la feuille développée à l'éclairement V assimilant à l'intensité lumineuse V.

B. Teucrium Scorodonia.

PREMIER STADE : QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 5{,}4$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	468,9
Volume après absorption par KOH	434,2
CO^2	34,7
CO^2 p. 100 ou m'	7,40
CO^2 gramme-heure	2,69

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 8{,}2$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	480,9
Volume après absorption par KOH	452,2
CO^2	28,7
CO^2 p. 100 ou m'	5,97
CO^2 gramme-heure	6,13

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 9{,}4$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	484,0
Volume après absorption par KOH	456,3
CO^2	27,7
CO^2 p. 100 ou m'	5,72
CO^2 gramme-heure	6,01

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 5$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	479,1
Volume après absorption par KOH	447,5
CO^2	31,6
CO^2 p. 100 ou m'	6,60
CO^2 gramme-heure	6,90

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure.
Résumé des résultats :	Feuille développée à l'éclairement II.	II	2,69
	— — III.	III	**6,13**
	— — IV.	IV	**6,01**
	— — V.	V	**6,90**

L'examen de ces premiers résultats montre que les valeurs des énergies assimilatrices aux éclairements III, IV et V sont du même ordre de grandeur, tandis qu'en II à un éclairement très faible correspond une très faible énergie assimilatrice. La valeur de l'intensité lumineuse II est égale au tiers de celle de l'intensité lumineuse V ; or l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II est supérieure au tiers de la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille qui s'est developpée et a assimilé à l'intensité lumineuse V ; il paraît donc y avoir, pour la feuille développée à l'éclairement II, un commencement de compensation au défaut d'intensité lumineuse d'assimilation. Cette compensation est presque déjà réalisée dès ce premier stade pour les feuilles développées aux éclairements III et IV.

DEUXIÈME STADE : SIX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 27{,}6$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial	478,7
Volume après absorption par KOH	433,1
CO^2	45,6
CO^2 p. 100 ou m'	9,53
CO^2 gramme-heure	4,82

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 52$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial	475,0
Volume après absorption par KOH	440,7
CO^2	34,3
CO^2 p. 100 ou m'	7,22
CO^2 gramme-heure	7,00

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 34$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial	477,7
Volume après absorption par KOH	435,8
CO^2	41,9

CO^2 p. 100 ou *m'*	8,78
CO^2 gramme-heure	6,12

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 28$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	482,5
Volume après absorption par KOH	438,3
CO^2	44,2
CO^2 p. 100 ou *m'*	9,16
CO^2 gramme-heure	6,07

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure.
Résumé des résultats :	Feuille développée à l'éclairement II.	II	4,82
	— — III.	III	**7,00**
	— — IV.	IV	**6,12**
	— — V.	V	**6,07**

A ce second stade, comme au précédent, les valeurs des énergies assimilatrices pour les feuilles développées aux éclairements III, IV et V sont du même ordre ; mais ici le maximum pour la valeur de l'énergie assimilatrice est atteint par la feuille développée à l'éclairement III assimilant à cette même intensité lumineuse III. La grande quantité de chlorophylle formée a pour effet de compenser et au delà la faiblesse de l'intensité lumineuse à laquelle a eu lieu l'assimilation.

La feuille développée à l'éclairement II se distingue toujours par une plus faible énergie assimilatrice ; mais il est intéressant de constater que la valeur relative de cette énergie assimilatrice est notablement plus élevée qu'au stade précédent.

Rappelons que la valeur de l'intensité lumineuse II est égale au tiers de celle de l'intensité lumineuse V ; or, tandis qu'au stade précédent l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement II était seulement un peu supérieure au tiers de la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille qui s'était développée à l'éclairement V, au stade 6 feuilles développées elle atteint presque les $\frac{5}{6}$ de cette dernière valeur.

Troisième stade : Douze feuilles développées.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 387$; $v = 50$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^o,5$.

Prise d'essai : volume initial	455,5
Volume après absorption par KOH	437,6
CO^2	17,9
CO^2 p. 100 ou *m′*	3,93
CO^2 gramme-heure	7,30

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 313$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^o,5$

Prise d'essai : volume initial	472,9
Volume après absorption par KOH	454,1
CO^2	18,8
CO^2 p. 100 ou *m′*	3,98
CO^2 gramme-heure	7,13

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 392$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^o,5$.

Prise d'essai : volume initial	459,3
Volume après absorption par KOH	445,6
CO^2	13,7
CO^2 p. 100 ou *m′*	2,98
CO^2 gramme-heure	7,22

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 130$; $v = 20$; $d = 40^m$; $m = 7,70$; $t = 18^o,5$.

Prise d'essai : volume initial	456,0
Volume après absorption par KOH	435,6
CO^2	20,4
CO^2 p. 100 ou *m′*	4,47
CO^2 gramme-heure	7,45

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure.
Résumé des résultats :	Feuille développée à l'éclairement II.	II	**7,30**
	— — III.	III	**7,13**
	— — IV.	IV	**7,32**
	— — V.	V	**7,45**

A ce dernier stade nous voyons enfin que, pour les quatre éclairements, on obtient des valeurs de l'énergie assimilatrice si voisines les unes des autres qu'on peut les dire semblables.

Si nous considérons des feuilles développées à l'éclairement II, nous voyons (chapitre I^er^) que depuis le stade précédent la concentration en chlorophylle n'a pas augmenté, et cependant l'énergie assimilatrice de ces feuilles a atteint la valeur de l'énergie assimilatrice des feuilles développées à l'éclairement V. C'est que d'autres facteurs sont intervenus pour favoriser l'assimilation, et il est permis de supposer que parmi les plus importants figurent les profondes modifications morphologiques qui se sont produites progressivement par la culture sous une faible intensité lumineuse et, en particulier, l'augmentation de la surface foliaire. Le rôle de ces facteurs a été suffisamment important pour compenser la diminution de lumière.

On peut noter, d'ailleurs, qu'à ce stade la feuille développée à l'éclairement II possède un poids frais très voisin (387 milligrammes) de celui des feuilles développées aux éclairements III et IV (313 et 392 milligrammes), en rapport avec l'énergie assimilatrice dont elle se montre susceptible.

D'autre part, nous remarquerons que la valeur obtenue pour l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement V et assimilant à l'intensité lumineuse V semble la valeur limite vers laquelle tendent les énergies assimilatrices des feuilles développées et assimilant dans des conditions plus faibles d'intensité lumineuse ; dès que cette valeur limite est atteinte, l'arrêt des diverses modifications morphologiques ou autres dans la feuille se produit. Il paraît logique d'admettre que la marche vers cette valeur limite constitue le fait déterminant de la structure de la feuille aux différentes intensités lumineuses ; cette structure étant liée aux phénomènes de nutrition.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice de feuilles de *Teucrium Scorodonia* assimilant aux différentes intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont développées (1).

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Les courbes ci-après rassemblent les résultats qui ont fait l'objet des conclusions émises après l'étude de chaque stade du développement, elles mettent en évidence les faits suivants :

1° Au début du développement, les énergies assimilatrices sont assez voisines pour les feuilles développées aux éclairements III, IV et V ; elles caractérisent un groupe de feuilles nettement distinct de la feuille développée à l'éclairement II où l'énergie assimilatrice est à ce moment très faible, malgré une proportion de chlorophylle semblable à celle des feuilles des plantes cultivées aux éclairements III et IV ; ces dernières feuilles acquièrent rapidement, en même temps qu'une forte proportion de chlorophylle, les structures qui leur permettent de compenser les différences en moins dans les intensités lumineuses sous lesquelles se fait l'assimilation.

---

(1) Voy. note p. 64.

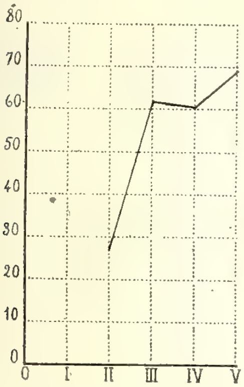


Fig. 38. — Stade 4 feuilles développées.

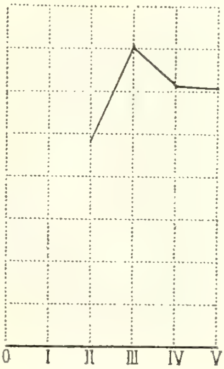


Fig. 39. — Stade 6 feuilles développées.

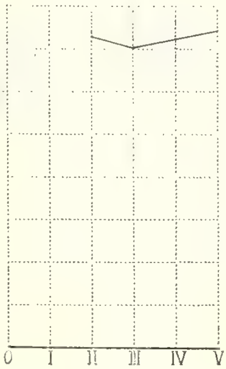


Fig. 40. — Stade 12 feuilles développées.

Pour ce qui est de la feuille développée à l'éclairement II, elle acquiert aussi très vite une forte proportion de chlorophylle, mais n'arrive à une énergie assimilatrice sensiblement égale à celle des autres feuilles qu'au troisième stade, après un séjour prolongé sous les tentes-abris. Les modifications que subit cette feuille dans sa structure, et qui doivent compenser la faible intensité lumineuse à laquelle elle est soumise pour l'assimilation, semblent demander un temps assez long pour être réalisées.

2° La courbe de la figure 40 (stade 12 feuilles développées), très voisine de la ligne droite, montre la grande faculté d'adaptation du *Teucrium Scorodonia* ; cette faculté s'étend en effet jusqu'à une intensité lumineuse très fortement inférieure à celle qui lui est habituellement dispensée.

Comparaison des résultats obtenus pour le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia*.

Il faut rapprocher les trois courbes précédentes relatives au *Teucrium Scorodonia* des trois courbes qui ont été obtenues dans les mêmes conditions avec le *Pisum sativum*. Le rapprochement montre que les deux espèces étudiées se comportent de façon différente sous les mêmes intensités lumineuses, au point de vue que nous considérons ici : celui de l'énergie assimilatrice.

Chez le *Pisum sativum*, dès le stade quatre feuilles développées, les diverses feuilles se classent en deux groupements qu'elles conserveront — en accentuant les différences qui séparent ces deux groupements — pendant toute la durée de l'évolution de la plante.

Un groupe est formé par les feuilles dévéloppées aux éclairements II et III ; leurs énergies assimilatrices, qui ont été mesurées à ces mêmes intensités lumineuses II et III, y sont très faibles et en rapport avec ces faibles intensités.

L'autre groupe est formé par les feuilles développées aux éclairements IV et V ; les valeurs de l'énergie assimilatrice y sont élevées et voisines. La feuille développée à l'éclairement IV compense, par une production élevée de chlorophylle et par l'acquisition d'une structure particulière, la différence en moins que présente l'intensité lumineuse IV, cette intensité lumineuse IV ne correspondant qu'aux trois quarts de l'intensité lumineuse V.

Ceci nous montre que chez le *Pisum sativum* la faculté d'adaptation à une diminution d'intensité lumineuse est limitée à une diminution égale au quart de la lumière solaire reçue dans les conditions ordinaires de culture.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, dès le début du développement, le groupe des feuilles à forte énergie assimilatrice comprend, avec les feuilles développées aux éclairements V et IV, la feuille développée à l'éclairement III. De plus, quand la plante est à l'état adulte la feuille développée à l'éclairement II elle-même présente une énergie assimilatrice voisine de celle des précédentes feuilles.

La limite d'adaptation du *Teucrium Scorodonia* s'étend donc à une diminution d'intensité lumineuse égale aux deux tiers de la lumière solaire directe.

En résumé, la comparaison que nous venons d'effectuer des valeurs de l'énergie assimilatrice pour les différentes feuilles de *Pisum sativum* et de *Teucrium Scorodonia aux intensités lumineuses sous lesquelles ces feuilles se sont développées* met très nettement en évidence les propriétés sciaphiles du *Teucrium Scorodonia* et les propriétés contraires sciaphobes du *Pisum sativum* et fixe d'une façon précise les capacités d'adaptation de ces deux espèces à une diminution d'intensité lumineuse.

CHAPITRE IV

ÉNERGIE ASSIMILATRICE A LA LUMIÈRE SOLAIRE DIRECTE DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES.

Nous avons étudié dans le chapitre précédent l'énergie assimilatrice des feuilles développées sous divers éclairements en faisant assimiler chacune d'elles à l'éclairement sous lequel elle s'est développée. Nous avons ainsi obtenu des valeurs de l'énergie assimilatrice qui nous ont rendu compte de la façon dont s'effectuait l'acte chlorophyllien pour les deux espèces étudiées ; nous en avons déduit l'adaptation plus ou moins grande de la feuille et par suite de chacune des plantes en expérience aux diverses intensités lumineuses qui leur étaient imposées.

Nous allons, dans ce nouveau chapitre, mesurer l'énergie assimilatrice de feuilles développées sous les mêmes divers éclairements, en obligeant ces différentes feuilles à assimiler à un même éclairement qui sera *la lumière solaire directe*. Dans ces conditions nouvelles, les feuilles, sauf celles développées à l'éclairement V, seront transportées dans un milieu différent, d'une intensité lumineuse *plus forte* que celle du milieu dans lequel elles se sont formées.

Dans les expériences exposées dans le chapitre précédent, nous avons comparé à des intensités lumineuses différentes l'énergie assimilatrice de feuilles différentes par leur structure et leur contenu chlorophyllien. Nous avons donc fait varier deux ordres de facteurs qui interviennent d'une manière dominante dans la valeur de l'énergie assimilatrice : d'un côté la structure et la concentration chlorophyllienne, de l'autre, les intensités lumineuses.

Dans les expériences que nous allons relater, nous faisons varier seulement le facteur structure-concentration chlorophyllienne ; le facteur intensité lumineuse reste constant. Nous comparons en effet, à une même intensité lumineuse (lumière solaire directe), l'énergie assimilatrice de feuilles qui sont différentes par leur structure et leur concentration chlorophyllienne en raison de leur développement à des intensités lumineuses différentes. Des mesures de l'énergie assimilatrice ainsi obtenues à une même intensité lumineuse, nous pourrons déduire l'action des diverses structures et des diverses concentrations de la chlorophylle dans le phénomène de l'assimilation à l'intensité lumineuse donnée.

Les expériences ont porté comme précédemment sur le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia* à différents stades de leur développement. Voici les résultats obtenus :

A. — Pisum sativum.

PREMIER STADE. — DEUX FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 56{,}4$; $v = 10$, $d = 1$, $m = 10{,}86$, $t = 18^\circ 5$.

Prise d'essai : volume initial	489,2
Volume après absorption par KOH	446.4
	42,8
CO^2 p. 100 ou m'	8,75
CO^2 gramme-heure	3,74

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 63{,}4$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18^\circ{,}5$

Prise d'essai : volume initial	493,3
Volume après absorption par KOH	453,9
	39,4

CO^2 p. 100 ou m'	7,99
CO^2 gramme-heure	4,53

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 75$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18° 5$.

Prise d'essai : volume initial	486,9
Volume après absorption par KOH	453,2
	33,7
CO^2 p. 100 ou m'	6,92
CO^2 gramme-heure	5,25

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 81,6$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	488,2
Volume après absorption par KOH	459,4
	28,8
CO^2 p. 100 ou m'	5,90
CO^2 gramme-heure	6,08

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
Résumé des résultats :	Feuille de plante cultivée à l'éclairement	II.	3,74
	— —	III.	4,53
	— —	IV.	5,25
	— —	V.	6,08

Nous voyons d'après cette série de chiffres que l'assimilation au soleil est d'autant plus faible qu'elle se rapporte à des feuilles qui se sont développées à un plus faible éclairement. Rappelons que l'influence des intensités lumineuses de développement ne doit pas être bien considérable, car les plantes ont été mises sous les diverses tentes dès que leur germination a été effectuée ; les feuilles se sont développées principalement aux dépens des réserves de la graine, et la durée de la culture de la plante sous tente n'a été que d'un petit nombre de jours.

Malgré cela, on voit que les diverses conditions d'éclairement des cultures ont cependant une assez grosse importance ; les chiffres ci-dessus montrent en effet que la feuille provenant de plante développée au plein soleil a assimilé, dans les mêmes conditions d'éclairement, 1,6 fois plus que celle provenant de plante développée à l'éclairement le plus faible dont nous disposions.

Il est important de remarquer que le taux de la chlorophylle, au stade étudié, est identique pour tous les éclairements, et que, de plus, aucune des modifications morphologiques qu'entraînent les diversités de lumière ne s'est encore produite.

DEUXIÈME STADE. — QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 82$; $v = 15$: $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°5$.

Prise d'essai : volume initial	488,4
Volume après absorption par KOH	438,7
	49,7
CO^2 p. 100 ou m'	10,17
CO^2 gramme-heure	1,26

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 134{,}6$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	462,9
Volume après absorption par KOH	418,5
	44,4
CO^2 p. 100 ou m'	9,56
CO^2 gramme-heure	1,45

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 173$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	486,2
Volume après absorption par KOH	454,1
	32,1
CO^2 p. 100 ou m'	6,60
CO^2 gramme-heure	3,69

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 159$; $v = 15$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 18°{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	477,4
Volume après absorption par KOH	452,0
	25,4
CO^2 p. 100 ou m'	5,32
CO^2 gramme-heure	5,23

				Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante cultivée	à l'éclairement	II.	1,26
	—	—	III.	1,45
	—	—	IV.	3,69
	—	—	V.	**5,23**

L'examen des résultats obtenus au deuxième stade conduit aux mêmes conclusions que celles qui résultent de l'étude du stade précédent ; l'énergie assimilatrice varie dans le même sens que l'intensité lumineuse à laquelle se sont développées les feuilles ; mais les différences sont plus accusées. Par exemple, entre les énergies assimilatrices des feuilles développées aux intensités extrêmes le rapport est de $\frac{5,23}{1,26} = 4,1$ au lieu de 1,6 obtenu précédemment. Ce résultat semble naturel, puisque les différences dans les éclairements ont exercé leur action pendant plus longtemps sur le développement des plantes.

TROISIÈME STADE. — FLORAISON.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 150$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	395,9
Volume après absorption par KOH	353,1
	42,8
CO^2 p. 100 ou m'	10,81
CO^2 gramme-heure	1,17

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 166$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	408,4
Volume après absorption par KOH	383,2
	25,2
CO^2 p. 100 ou m'	6,17
CO^2 gramme-heure	6,65

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 242$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	407,0
Volume après absorption par KOH	385,8
	21,2
CO^2 p. 100 ou m'	5,20
CO^2 gramme-heure	5,36

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 227$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 11,69$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	406,0
Volume après absorption par KOH	379,8
	26,2
CO^2 p. 100 ou *m'*	6,45
CO^2 gramme-heure	4,62

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante cultivée à l'éclairement	II.	1,17
	— —	III.	**6,65**
	— —	IV.	5,36
	— —	V.	4,62

L'ensemble de ces résultats est très différent des précédents. Ce sont les feuilles développées à l'éclairement III, c'est-à-dire à un éclairement déjà assez atténué, qui présentent la plus grande énergie assimilatrice. A quoi attribuer ce résultat ?

Nous pensons que c'est à la grande quantité de chlorophylle développée dans ces feuilles ; rappelons que dans un chapitre antérieur nous avons démontré que si, à l'éclairement III, la concentration de la chlorophylle est représentée par 32, elle est représentée par 28 et 29 aux autres éclairements. Ces nombres pourraient paraître peu différents ; mais en fait, les solutions alcooliques comparables présentent nettement à l'œil une coloration plus foncée quand elles proviennent de plantes développées à l'éclairement III au lieu des éclairements II, IV ou V.

Ajoutons que la feuille développée en III étant moins épaisse que celle développée en V, sa chlorophylle est relativement plus étalée en surface ; donc elle utilise vraisemblablement mieux la lumière solaire que la feuille développée en V dont les couches profondes de chlorophylle reçoivent moins de lumière efficace que les couches superficielles frappées les premières par le soleil.

D'autre part, les divers tissus de la feuille III sont, à ce stade, suffisamment développés pour que cette feuille ne souffre pas de l'exposition à la lumière directe comme cela pouvait se produire pour les feuilles plus délicates du stade précédent.

Pour ce qui est de la feuille développée à l'éclairement II, la plante commençait à s'étioler, la quantité de chlorophylle diminuait et il n'y a pas lieu de s'étonner de la faible valeur trouvée pour l'énergie assimilatrice.

Les chiffres obtenus pour les éclairements V et IV sont trop voisins pour qu'on en puisse tirer une conclusion ; ils correspondent cependant à des valeurs parallèles des quantités de chlorophylle.

Quatrième stade. — Fructification.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 52$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 19°$.

Prise d'essai : volume initial	445,7
Volume après absorption par KOH	404,3
	41,4
CO^2 p. 100 ou m'	9,31
CO^2 gramme-heure	2,98

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 100$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 19°$.

Prise d'essai : volume initial	463,8
Volume après absorption par KOH	424,6
	39,2
CO^2 p. 100 ou m'	8,45
CO^2 gramme-heure	4,82

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 176$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 19°$.

Prise d'essai : volume initial	460,9
Volume après absorption par KOH	441,0
	19,9
CO^2 p. 100 ou m'	4,32
CO^2 gramme-heure	7,43

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe.

$p = 145$; $v = 20$; $d = 1$; $m = 10{,}86$; $t = 19°$.

Prise d'essai : volume initial	445,1
Volume après absorption par KOH	423,0
	22,1
CO^2 p. 100 ou m'	4,97
CO^2 gramme-heure	8,12

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
Résumé des résultats :	Feuille de plante développée à l'éclairement	II.	2,98
	— —	III.	4,82
	— —	IV.	**7,43**
	— —	V.	**8,12**

Nous retrouvons ici, pour d'autres raisons, l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe décroissant régulièrement si l'on considère des intensités lumineuses sous lesquelles les plantes se sont développées de plus en plus faibles.

Les valeurs de CO^2 gramme-heure chez des plantes développées aux éclairements V et IV sont assez voisines l'une de l'autre. Au contraire, la courbe des énergies assimilatrices, considérée dans le sens des intensités lumineuses décroissantes, subit une chute brusque en passant des plantes de l'éclairement IV à celles de l'éclairement III.

Rappelons qu'entre ces deux éclairements, c'est — en l'interprétant dans le même sens — une ascension de cette courbe que nous avons constatée au stade précédent.

La notion de la variation des optima lumineux au cours du développement reçoit ici une nouvelle confirmation. Au stade représenté par la floraison, les plantes qui sont parvenues à ce stade reçoivent à l'intensité lumineuse III, l'éclairement nécessaire à leur développement optimum ; dans la suite de l'évolution, l'optimum lumineux pour ces plantes varie ; il est représenté par des intensités lumineuses plus fortes que celles de l'éclairement III. Les plantes qui vivent en III se trouvent par conséquent, à ce moment, soumises à une lumière trop faible ; elles présentent un développement général beaucoup moindre qu'aux éclairements IV ou V, d'où il résulte une faculté d'assimilation assez fortement atténuée.

Ce moindre développement de la plante se présentait déjà au stade précédent pour la feuille développée à l'éclairement II ; il retentissait aussi sur la faculté d'assimilation que nous avons vu déjà très atténuée.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice, à la *lumière solaire directe*, du Pisum sativum développé à divers éclairements (1).

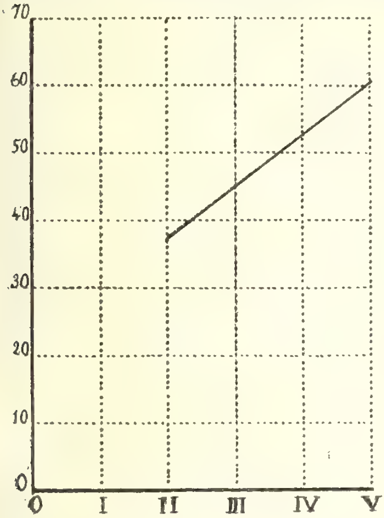


Fig. 41. — Stade 2 feuilles développées.

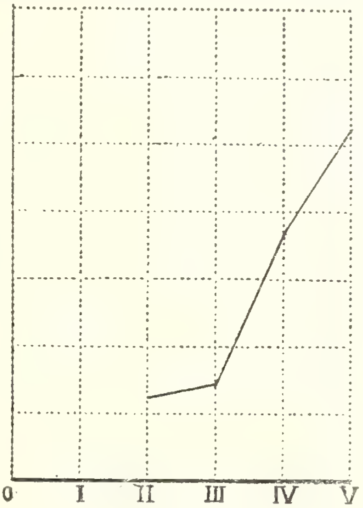


Fig. 42. — Stade 4 feuilles développées.

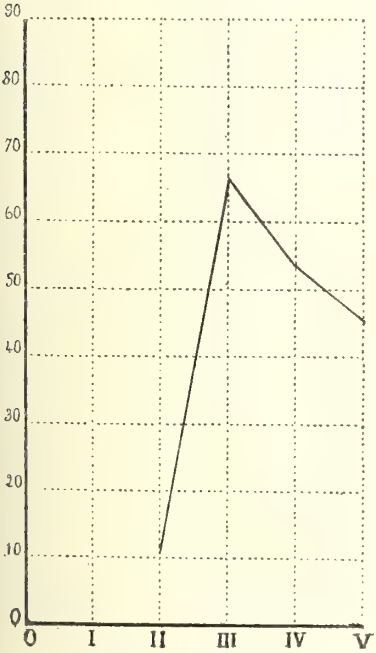


Fig. 43. — Floraison.

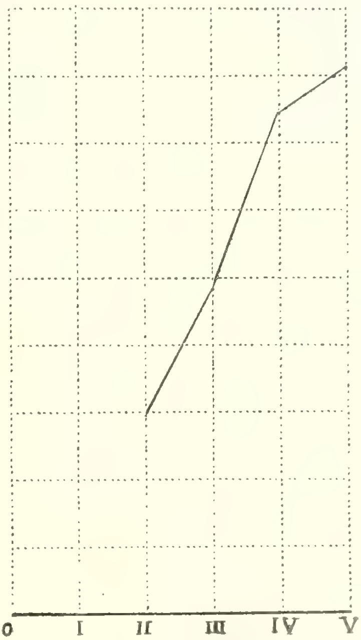


Fig. 44. — Fructification.

---

(1) Voy. note p. 64.

Interprétation des résultats.

Si nous considérons les feuilles développées aux éclairements V et IV, nous voyons que les diverses valeurs de leur énergie assimilatrice sont le plus souvent voisines ; la différence est très marquée seulement au stade « quatre feuilles développées ». A ce stade, la feuille développée à l'éclairement IV, comme celles des éclairements III et II, présente à la lumière solaire directe une énergie assimilatrice relativement faible, très probablement en rapport avec le faible développement des tissus protecteurs. Aux stades suivants les valeurs de l'énergie assimilatrice des feuilles développés en V et en IV se rapprochent l'une de l'autre, les différences qui existent entre elles sont au plus de l'ordre des différences d'intensité des éclairements V et IV.

Pour la feuille développée à l'éclairement III, il y a de fortes variations relatives de l'énergie assimilatrice suivant le stade qu'on considère, et nous constatons ce fait qu'à un moment donné de l'existence de la plante cette énergie assimilatrice est supérieure à celle des feuilles développées aux éclairements V et IV. Ce phénomène se produit au début de la floraison, alors que la plante, très voisine encore, à l'éclairement III, de son optimum lumineux, peut suivre le cours normal de son développement, et que, d'autre part, les tissus protecteurs de la feuille sont complètement développés. De plus, on sait qu'une lumière assez atténuée est la plus favorable au développement de la chlorophylle.Les recherches que nous avons exposées plus haut montrent précisément que l'éclairement III est vraisemblablement voisin de l'intensité lumineuse optima pour la formation de ce pigment. Au stade considéré, l'existence, dans les tissus, de cette quantité de chlorophylle a pour conséquence une très forte énergie assimilatrice à la lumière solaire directe (intensité lumineuse V), cette énergie étant plus forte que celle de la feuille qui s'est développée en V. Plus tard, comme l'a montré R. Combes, la plante a besoin d'une plus grande quantité de lumière pour acquérir son développement maximum ; aussi ne doit-on pas être étonné que l'énergie assimilatrice redevienne plus faible à l'éclairement III qu'aux éclairements V et IV.

Enfin, l'éclairement II est trop faible pour que la plante fleurisse et fructifie dans de bonnes conditions ; la feuille cultivée à l'éclairement II présente toujours, à l'intensité lumineuse V, une énergie assimilatrice très faible malgré sa teneur assez forte en chlorophylle.

Conclusions. — En résumé, de cette étude des variations de l'énergie assimilatrice chez le *Pisum sativum* on peut déduire :

1° Les feuilles développées aux luminosités V et IV présentent à la lumière solaire directe des énergies assimilatrices assez voisines.

2° Une feuille de *Pisum sativum* appartenant à une plante cultivée à une faible luminosité (éclairement III) peut présenter à la lumière solaire directe, pour un certain stade du développement de la plante, une énergie assimilatrice plus grande que celle d'une feuille développée à une plus forte luminosité (éclairement V).

3° Une feuille de *Pisum sativum* appartenant à une plante développée à un éclairement *très atténué* (éclairement II) possède une énergie assimilatrice — à la lumière solaire directe — *toujours plus faible* que celle de feuilles développées à de plus forts éclairements.

B. — **Teucrium Scorodonia**.

PREMIER STADE. — QUATRE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 5{,}2$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18^\circ$.

Prise d'essai : volume initial	481,4
Volume après absorption par KOH	447,2
CO^2	34,2
CO^2 p. 100 ou m'	7,10
CO^2 gramme-heure	4,23

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 7{,}8$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18^\circ$.

Prise d'essai : volume initial	475,1
Volume après absorption par KOH	447,9
CO^2	27,2

CO^2 p. 100 au m'	5,73
CO^2 gramme-heure	7,21

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 8$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18^\circ$.

Prise d'essai : volume initial	484,9
Volume après absorption par KOH	455,5
CO^2	29,4
CO^2 p. 100 ou m'	6,06
CO^2 gramme-heure	6,00

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 5$; $v = 10$; $d = 4$; $m = 7{,}98$; $t = 18^\circ$.

Prise d'essai : volume initial	479,1
Volume après absorption par KOH	447,5
CO^2	31,6
CO^2 p. 100 ou m'	6,60
CO^2 gramme-heure	6,90

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
Résumé des résultats :	Feuille de plante cultivée à l'éclairement	II.	4,23
	— —	III.	**7,21**
	— —	IV.	**6,06**
	— —	V.	**6,90**

On voit par ce résumé que pour les feuilles cultivées aux trois éclairements III, IV et V, les valeurs de l'énergie assimilatrice sont relativement peu différentes; seule, la feuille de la plante cultivée à l'éclairement II présente une énergie assimilatrice notablement plus faible.

Il faut noter que les quantités de chlorophylle ont été trouvées identiques aux éclairements II, III et IV. En V seulement la quantité de chlorophylle était différente et plus faible.

Deuxième stade. — Six feuilles développées.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 24{,}4$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10{,}86$; $t = 18^\circ 5$.

Prise d'essai : volume initial	477,2
Volume après absorption par KOH	428,0
CO^2	49,2

CO^2 p. 100 ou m'	10,31
CO^2 gramme-heure	4,51

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 50$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	478,8
Volume après absorption par KOH	436,4
CO^2	42,4
CO^2 p. 100 ou m'	8,86
CO^2 gramme-heure	8,00

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 45$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	498,2
Volume après absorption par KOH	450,9
CO^2	47,3
CO^2 p. 100 ou m'	9,49
CO^2 gramme-heure	6,09

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 28$; $v = 10$; $d = 30^m$; $m = 10,86$; $t = 18°,5$.

Prise d'essai : volume initial	482,5
Volume après absorption par KOH	434,2
CO^2	48,3
CO^2 p. 100 ou m'	10,01
CO^2 gramme-heure	6,07

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
Résumé des résultats :	Feuille de plante développée à l'éclairement	II.	4,51
	— —	III.	**8,00**
	— —	IV.	6,09
	— —	V.	6,07

L'examen de ces résultats montre que les feuilles des plantes cultivées aux éclairements IV et V ont des valeurs de l'énergie assimilatrice très voisines. La feuille développée à l'éclairement III, avec son énergie assimilatrice maxima, se différencie nettement des feuilles développées aux éclairements IV et V.

La feuille de la plante cultivée à l'éclairement II présente, malgré la forte proportion de chlorophylle qu'elle renferme, une énergie assimilatrice relativement faible, égale à la moitié environ de celle de la feuille développée à l'éclairement III.

Les quantités de chlorophylle ont été trouvées identiques pour les feuilles des plantes cultivées aux éclairements II, III et IV, et plus faibles pour celles des plantes développées en V.

Il y a pour les feuilles II, III et IV, des différences très appréciables dans le travail effectué par des mêmes quantités de chlorophylle.

TROISIÈME STADE. — DOUZE FEUILLES DÉVELOPPÉES.

1° Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 275$; $v = 40$; $d = 40^{m}$; $m = 7{,}70$; $t = 18^{o}{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	450,2
Volume après absorption par KOH	430,2
CO^2	20,0
CO^2 p. 100 ou m'	4,44
CO^2 gramme-heure	7,11

2° Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 430$; $v = 50$; $d = 40^{m}$; $m = 7{,}70$; $t = 18^{o}{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	453,1
Volume après absorption par KOH	442,2
CO^2	10,9
CO^2 p. 100 ou m'	2,40
CO^2 gramme-heure	9,24

3° Feuille de plante développée à l'éclairement IV.

$p = 430$; $v = 50$; $d = 40^{m}$; $m = 7{,}70$; $t = 18^{o}{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	466,4
Valeur après absorption par KOH	456,1
CO^2	10,3
CO^2 p. 100 ou m'	2,21
CO^2 gramme-heure	9,58

4° Feuille de plante développée à l'éclairement V (lumière solaire directe).

$p = 130$; $v = 20$; $d = 40^{m}$; $m = 7{,}70$; $t = 18^{o}{,}5$.

Prise d'essai : volume initial	456,0
Volume après absorption par KOH	435,6
CO^2	20,4
CO^2 p. 100 ou m'	4,47
CO^2 gramme-heure	7,45

			Valeur de CO^2 gramme-heure à la lumière solaire directe.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante développée à l'éclairement	II.	7,11
	— —	III.	**9,24**
	— —	IV.	**9,58**
	— —	V.	7,45

L'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe des feuilles de plantes développées à l'éclairement IV a subi un accroissement très notable entre le stade six feuilles développées et le stade douze feuilles développées. Cet accroissement modifie l'allure de la courbe de l'énergie assimilatrice ; nous constatons ici pour le *Teucrium Scorodonia*, comme pour le *Pisum sativum*, une variation de l'optimum lumineux pour l'énergie assimilatrice dans le sens des éclairements forts à mesure que la plante devient plus âgée.

Les résultats ci-dessus montrent de plus que des feuilles appartenant à des plantes développées à une lumière atténuée (III et IV) peuvent avoir, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice plus intense que celle de feuilles appartenant à des plantes développées à un éclairement fort (éclairement V).

A noter, pour la feuille développée à l'éclairement II, une énergie assimilatrice assez intense et très voisine de celle de la feuille développée à l'éclairement V, ce que nous ne trouvions pas au stade précédent.

Courbes représentatives de l'énergie assimilatrice, à *la lumière solaire directe*, du Teucrium Scorodonia développé à divers éclairements (1).

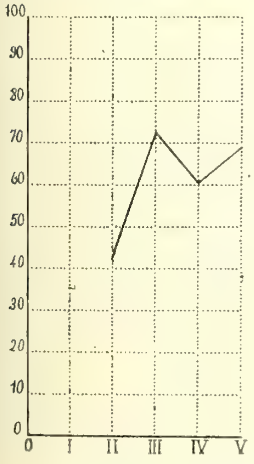


Fig. 45. — Stade 4 feuilles développées.

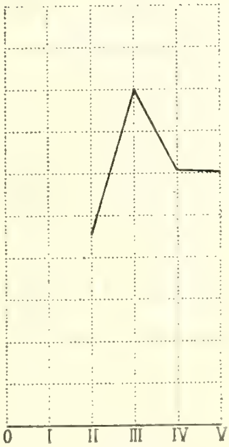


Fig. 46. — Stade 6 feuilles développées.

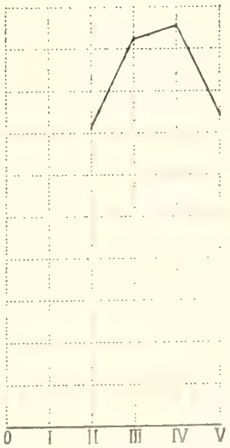


Fig. 47. — Stade 12 feuilles développées.

---

(1) Voir note page 64.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Le fait constant qui se dégage de l'examen de ces courbes et le seul que nous retiendrons ici est la valeur plus grande de l'énergie assimilatrice chez la feuille appartenant à la plante cultivée à l'éclairement III que chez une feuille semblable appartenant à une plante cultivée à l'éclairement V ; la différence paraît d'autant plus accentuée que le séjour à des éclairements différents se prolonge ; cette énergie assimilatrice plus grande correspond à une plus grande proportion de chlorophylle et aussi à une morphologie spéciale de la feuille.

On peut donc conclure que : *une feuille appartenant à une plante cultivée à une luminosité faible* (*lumière solaire atténuée*) *peut montrer, à la lumière solaire directe une énergie assimilatrice plus intense que celle d'une feuille appartenant à une même plante cultivée à une luminosité plus forte* (*lumière solaire directe*).

Comparaison des résultats obtenus pour le *Pisum sativum* et le *Teucrium Scorodonia*.

Si on rapproche les courbes représentatives des variations de l'énergie assimilatrice du *Pisum sativum* et du *Teucrium Scorodonia* à la lumière solaire directe, et qu'on compare les résultats obtenus dans la mesure de cette énergie, on voit que :

1° Pour les deux espèces étudiées, ce n'est pas toujours la feuille de la plante cultivée à l'éclairement le plus intense qui, placée ensuite pour l'expérience à la lumière solaire directe, manifeste la plus forte énergie assimilatrice.

On constate pour les deux espèces que la feuille développée à une lumière atténuée peut présenter une plus forte assimilation, ce qui tient, au moins en majeure partie, à son contenu chlorophyllien plus abondant.

Mais ce fait ne se manifeste chez le *Pisum sativum* qu'à l'époque de la floraison, tandis que chez le *Teucrium Scorodonia* cela a lieu dès le premier stade étudié (4 feuilles développées) et se maintient pendant tout le développement.

2° Pour le *Pisum sativum* l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe ne reste élevée que pour les feuilles développées à une intensité lumineuse assez peu inférieure à la lumière solaire directe (éclairement IV).

Pour le *Teucrium Scorodonia* cette limite est d'abord reculée à l'éclairement III et plus tard jusqu'à l'éclairement II.

3° Nous avons vu, pour le *Pisum sativum*, que les modifications susceptibles de se produire dans la forme des feuilles sous l'influence des différences d'éclairement sont renfermées dans des limites très étroites et que le taux de la chlorophylle varie relativement peu sous les divers éclairements. Pour le *Teucrium Scorodonia* les modifications morphologiques des feuilles, l'aspect extérieur et la variation du taux de la chlorophylle évoluent entre des limites plus larges. Cette plante apparaît donc comme nous l'avons déjà vu (chap. III) mieux en mesure de s'adapter à de faibles luminosités.

La détermination de l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe conduit donc aussi, mais d'une façon cependant moins précise que les mesures effectuées au chapitre III et comme d'autres considérations anatomiques ou physiologiques, à distinguer les plantes susceptibles de vivre à l'ombre (sciaphiles) comme le *Teucrium Scorodonia* et celles qui recherchent une assez vive lumière (sciaphobes) comme le *Pisum sativum*.

4° Enfin la plante qui nous a fourni la valeur la plus grande pour l'énergie assimilatrice est le *Teucrium Scorodonia*. Le maximum pour le *Pisum sativum* de CO^2 gramme-heure assimilé a été de 8,12 (éclairement V, stade floraison). Pour le *Teucrium Scorodonia* il a été de 9,58 et 9,24 (éclairements IV et III, stade 12 feuilles développées).

Ces maxima correspondent à une plus grande proportion de chlorophylle chez le *Teucrium Scorodonia* que chez le *Pisum sativum*.

CHAPITRE V

EXPÉRIENCES COMPLÉMENTAIRES.

Dans les expériences du chapitre III nous avons mesuré l'énergie assimilatrice des feuilles développées aux divers éclairements en les faisant assimiler respectivement à l'intensité lumineuse sous laquelle chaque feuille avait accompli son évolution.

Dans ces expériences l'intensité lumineuse sous laquelle les feuilles ont été portées pour étudier leur énergie assimilatrice était donc *toujours égale* à l'intensité lumineuse de développement.

Nous avons étudié dans le chapitre IV l'assimilation, à la lumière solaire directe, de feuilles développées soit à cette intensité lumineuse elle-même, soit à un éclairement plus faible, égal aux trois quarts, à la moitié ou au tiers de cet éclairement solaire direct.

Dans ces expériences, l'intensité lumineuse sous laquelle les feuilles ont été portées pour étudier leur énergie assimilatrice était donc, dans un cas, *égale* à celle sous laquelle ces feuilles s'étaient constituées, dans tous les autres cas *plus forte* que l'intensité lumineuse de développement et jamais plus faible.

Dans les expériences dont l'exposé constituera le premier paragraphe du chapitre V nous avons mesuré l'énergie assimilatrice des feuilles développées aux divers éclairements en les faisant assimiler à une intensité lumineuse *plus faible* que celle sous laquelle chaque feuille avait accompli son évolution.

Nous allons comparer par exemple, au point de vue de l'énergie assimilatrice, la feuille développée à l'éclairement V avec la feuille développée à l'éclairement III; toutes deux assimilant à l'intensité lumineuse III.

Dans un second paragraphe, nous envisageons le cas un peu spécial de la feuille développée à une lumière très atténuée (éclairement I) assimilant aux deux intensités lumineuses extrêmes I et V.

Enfin, dans le paragraphe III, nous rapprocherons les chiffres obtenus dans les expériences du paragraphe II de ceux donnés par la feuille développée à l'éclairement V lorsque nous l'avons fait assimiler aux mêmes intensités I et V.

L'étude actuelle n'a pas porté sur la plante aux différents stades du développement, mais exclusivement sur des individus arrivés à l'état adulte; les feuilles de *Teucrium Scorodonia*, plus robustes et à durée de végétation plus longue que celles du *Pisum sativum*, nous ont seules servi dans cette série d'expériences.

Voici les résultats obtenus :

I. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE COMPARÉE A UN FAIBLE ÉCLAIREMENT DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A UNE FORTE ET A UNE FAIBLE INTENSITÉ LUMINEUSE.

1° *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement I des feuilles développées aux éclairements I et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement I.

$p = 6,4$; $v = 5$; $d = 2$; $m = 7,70$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	455,1
Volume après absorption par KOH	422,7
CO^2	32,4
CO^2 p. 100 ou m'	7,12
CO^2 gramme-heure	2,27

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 129$; $v = 40$; $d = 2$; $m = 7,70$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	460,9
Volume après absorption par KOH	428,5
CO^2	32,4
CO^2 p. 100 ou m'	7,03
CO^2 gramme-heure	1,04

2° *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement II des feuilles développées aux éclairements II et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement II.

$p = 276$; $v = 40$; $d = 1$; $m = 7,70$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	457,0
Volume après absorption par KOH	429,6
CO^2	27,4
CO^2 p. 100 ou m'	5,99
CO^2 gramme-heure	2,48

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 113$; $v = 10$; $d = 1$; $m = 7,70$; $t = 18°$.

Prise d'essai : volume initial	461,9
Volume après absorption par KOH	430,1
CO^2	31,8

CO^2 p. 100 ou *m′*.......................... 6,88
CO^2 gramme-heure.......................... 0,73

3° *Énergie assimilatrice comparée à l'éclairement III des feuilles développées aux éclairements III et V.*

a. Feuille de plante développée à l'éclairement III.

$p = 313$; $v = 40$; $d = 40^m$; $m = 7{,}70$; $t = 18°$.
Prise d'essai : volume initial...................... 472,9
Volume après absorption par KOH................ 454,1

CO^2................................. 18,8
CO^2 p. 100 ou *m′*.......................... 3,98
CO^2 gramme-heure.......................... 7,13

b. Feuille de plante développée à l'éclairement V.

$p = 109$; $v = 10$; $d = 40^m$; $m = 7{,}70$; $t = 18°$.
Prise d'essai : volume initial...................... 455,9
Volume après absorption par KOH................ 440,4

CO^2................................. 15,5
CO^2 p. 100 ou *m′*.......................... 3,39
CO^2 gramme-heure.......................... 5,92

		Mise à assimiler à l'éclairement.	CO^2 gramme-heure.
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS :	Feuille de plante développée à l'éclairement I.	I	**2,27**
	— — V.		1,04
	— — II.	II	**2,48**
	— — V.		0,73
	— — III.	III	**7,13**
	— — V.		5,92

La comparaison deux à deux des résultats ci-dessus nous montre qu'à une lumière assez fortement atténuée la feuille développée à cette même lumière atténuée assimile plus qu'une feuille développée à une forte intensité lumineuse et transportée à cette lumière atténuée.

A quoi peut-on attribuer ces résultats?

Nous avons vu, dans le chapitre Ier, que la concentration de la chlorophylle peut être représentée par le nombre 30 pour la feuille de *Teucrium Scorodonia* développée à l'éclairement V et par le nombre 48 pour les feuilles développées aux éclairements II et III.

Si nous admettons avec Lubimenko (1) que la concentration du pigment chlorophyllien conduit à une sensibilité plus grande de la fonction assimilatrice, c'est-à-dire permet une utilisation plus parfaite de faibles quantités de lumière, -l'augmentation du contenu chlorophyllien aux éclairements II et III rend évidemment compte — au moins en grande partie — de la différence des énergies assimilatrices constatées ci-dessus; mais il faut aussi faire entrer en ligne les différences anatomiques, en particulier la différence de structure des assises chlorophylliennes chez les diverses feuilles.

---

(1) LUBIMENKO, Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes

En résumé, les phénomènes que nous venons de constater nous font voir qu'il y a, lorsque la feuille se développe à de faibles intensités lumineuses, adaptation de cette feuille à ces faibles intensités.

La feuille adaptée à une faible intensité lumineuse présente à cette lumière atténuée une énergie assimilatrice toujours plus forte que celle de toute autre feuille développée à une lumière plus intense.

II. — ÉNERGIES ASSIMILATRICES PRÉSENTÉES A DEUX ÉCLAIREMENTS EXTRÊMES (L'UN TRÈS FORT, L'AUTRE TRÈS FAIBLE), DE LA FEUILLE DÉVELOPPÉE AU TRÈS FAIBLE ÉCLAIREMENT.

La structure prise par la feuille développée à une lumière atténuée favorisant toujours l'énergie assimilatrice dans le cas d'assimilation à une faible intensité lumineuse est encore avantageuse dans le cas d'assimilation à la lumière solaire directe (voir, chap. III, valeur de CO^2 gramme-heure pour la feuille développée à l'éclairement III et assimilant à l'éclairement V); mais ceci n'est vrai que dans certaines limites.

Voici une expérience type qui nous renseigne sur ce sujet.

Prenons la feuille développée à l'éclairement I et comparons la valeur de son énergie assimilatrice à cette même intensité lumineuse I et à la lumière directe.

Les résultats obtenus sont les suivants :

1° Feuille de plante développée à l'éclairement I mise à assimiler à l'éclairement I.

---

ombrophiles et ombrophobes (*Revue gén. de botanique*, t. XVII, 1905). — La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne (*Revue gén. de botanique*, t. XX, 1908).

$p=6{,}4$; $v=5$; $d=2$; $m=7{,}70$; $t=18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial	453,0
Volume après absorption par KOH	420,4
CO^2	32,6
CO^2 p. 100 ou m'	7,10
CO^2 gramme-heure	1,99

2° Feuille de plante développée à l'éclairement I mise à assimiler à l'éclairement V.

$p=7$; $v=5$; $d=2$; $m=7{,}70$; $t=18^{\circ}$.

Prise d'essai : volume initial	457,1
Volume après absorption par KOH	423,3
CO^2	33,8
CO^2 p. 100 ou m'	7,39
CO^2 gramme-heure	1,11

Si nous rapprochons les résultats 1 et 2, nous voyons que pour la feuille développée à l'éclairement I l'énergie assimilatrice à la plus faible intensité lumineuse est de 1,99 et cette énergie à la plus forte intensité lumineuse est seulement de 1,11 ; c'est donc à la plus faible intensité lumineuse, qui est celle à laquelle la feuille s'est formée, que l'énergie assimilatrice est la plus forte.

La proposition suivante peut être établie : quand on transporte pour l'assimilation une feuille développée à un faible éclairement à une intensité lumineuse plus forte, il n'y a pas toujours augmentation de l'énergie assimilatrice. Pour certaines feuilles il existe, au point de vue de l'énergie assimilatrice, un optimum d'éclairement qui est inférieur à l'éclairement solaire direct.

III. — ÉNERGIE ASSIMILATRICE COMPARÉE AUX ÉCLAIREMENTS EXTRÊMES (I ET V) DE FEUILLES DÉVELOPPÉES A L'ÉCLAIREMENT I ET DE CELLES DÉVELOPPÉES A L'ÉCLAIREMENT V.

Nous reprendrons simplement ici, en partie, les résultats consignés dans les deux premiers paragraphes du présent chapitre; ces résultats sont absolument comparables, car ils ont été obtenus dans une même série d'expériences faites le même jour et en même temps.

Voyons d'abord la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement I aux intensités lumineuses I et V (§ II). Ces valeurs sont respectivement représentées par les nombres 1,99 et 1,11.

Quant à la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille développée à l'éclairement V, à l'intensité lumineuse I (§ I), cette valeur est représentée par le nombre 1,04. A l'intensité lumineuse V, cette valeur est représentée par le nombre 6 (ce chiffre étant une moyenne calculée d'après les résultats d'un certain nombre d'expériences).

Disposons en un tableau, pour plus de clarté, ces divers résultats :

ÉCLAIREMENT auxquel les feuilles se sont développées.	ÉCLAIREMENT auxquel l'assimilation a été mesurée.	VALEUR de CO^2 gramme-heure.
Éclairement I............	Éclairement I	1,99
— V............	—	1,04
— I............	— V	1,11
— V............	—	6,00

Par ce tableau on voit que si on compare les feuilles développées aux éclairements I et V à l'intensité lumineuse d'assimilation I, c'est la feuille développée à l'éclairement I qui possède la plus forte énergie assimilatrice; que si on compare ces deux mêmes feuilles, à l'intensité lumineuse d'assimilation V, c'est au contraire la feuille développée à l'éclairement V qui possède la plus forte énergie assimilatrice. Ceci démontre clairement que lorsqu'on veut comparer deux feuilles données au point de vue de l'énergie assimilatrice, l'intensité lumineuse à laquelle sont faites les mesures d'assimilation n'est pas indifférente et qu'elle doit être au contraire nettement déterminée et indiquée dans l'exposé des résultats; ces résultats — énergie assimilatrice plus forte pour l'une ou l'autre des feuilles — n'ont de valeur rigoureuse que pour l'intensité lumineuse à laquelle les expériences ont été faites.

Cela revient aussi à dire que, pour comparer l'énergie assimilatrice de deux feuilles vivant dans des milieux différents, il faudrait comparer cette énergie assimilatrice non pas à une même intensité lumineuse plus ou moins arbitrairement choisie, mais aux intensités lumineuses sous lesquelles chacune de ces feuilles s'est développée.

Il faudrait donc, avant toute expérience, déterminer pour ces feuilles ce que Wiesner appelle « Lichtgenuss », ce qui n'est autre chose que la valeur de l'intensité lumineuse qui leur est habituellement dispensée et qui a déterminé leur structure et leur contenu chlorophyllien.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS. CONCLUSIONS

I. — INFLUENCE DE L'ÉCLAIREMENT SUR LA PRODUCTION DE SUBSTANCE FRAICHE ET DE SUBSTANCE SÈCHE, AINSI QUE SUR L'ASPECT EXTÉRIEUR.

A. *Plante entière.* — Les faits de morphologie externe que nous avons recueillis confirment, en apportant un supplément de précision les résultats exposés par plusieurs auteurs. Leur ensemble montre que les variations de l'intensité lumineuse affectent différemment les espèces.

Nous avons étudié deux types de plantes dont l'un, type de plante de soleil (*Pisum sativum*), ne supporte qu'une diminution relativement faible de l'éclairement solaire direct ; cette diminution étant égale au quart de cet éclairement. Avec une pareille diminution de lumière, l'individu végète, fleurit et fructifie normalement ; mais son poids sec total est très sensiblement diminué, il représente seulement les deux tiers du poids sec total des individus vivant à la lumière solaire directe. Donc, l'intensité lumineuse diminuant d'un quart, le poids sec total est diminué d'un tiers.

Si la diminution de lumière passe du quart à la moitié, la floraison se produit, mais la fructification n'a pas lieu, et pour une diminution de lumière égale aux deux tiers de la lumière naturelle, il n'y a plus qu'une végétation maladive. Cet état maladif, peu sensible pour les premières feuilles développées, va en s'accentuant à mesure que la plante vieillit.

Le second type, type de plante d'ombre (*Teucrium Scorodonia*), supporte une diminution beaucoup plus grande de l'éclairement solaire direct sans souffrir d'une manière visible ; la végétation normale se poursuit avec une diminution égale aux deux tiers de la lumière solaire directe ; mais à cette intensité lumineuse atténuée, le poids sec total n'est plus que le *quart* de celui obtenu pour les individus vivant à la lumière solaire directe.

Comme précédemment, à une diminution donnée de la lumière naturelle correspond une diminution relative plus grande de poids sec.

Pour cette plante du second type, avec un éclairement faiblement atténué (diminution d'un quart de la lumière solaire), on ne constate pas de différence entre le poids sec obtenu avec les individus développés à cet éclairement et celui obtenu avec les individus développés à la lumière solaire directe.

Il y a là véritablement — par l'augmentation de la chlorophylle et les modifications de structure — compensation intégrale de la diminution d'intensité lumineuse.

Mais si les poids de substance sèche sont identiques, la forme extérieure de ces plantes est modifiée et, en particulier, les proportions relatives de l'appareil aérien (tiges et feuilles) et de l'appareil souterrain sont différentes : une diminution de lumière est favorable à l'augmentation du poids des tiges et des feuilles.

En résumé, avec une diminution de lumière égale au *quart* de la lumière naturelle, le type de soleil (*Pisum sati um*) conserve une végétation d'apparence normale accompagnée cependant d'une diminution dans le poids sec. Chez le type d'ombre (*Teucrium Scorodonia*) à cette même lumière la végétation est aussi d'apparence normale, mais le poids sec total ne change pas ; seul change et augmente le poids sec de l'appareil aérien.

Avec une diminution de lumière égale au *tiers* de la lumière naturelle, la végétation normale cesse chez la plante de soleil ; elle se poursuit au contraire chez la plante d'ombre, mais on voit à ce moment le poids sec de cette dernière diminuer.

Enfin pour la plante d'ombre, avec une diminution de lumière égale aux *deux tiers* de la lumière solaire directe, tandis que la végétation d'apparence normale se maintient encore, le poids de la substance sèche continue à diminuer.

B. *Feuille.* — Les optima lumineux pour le développement de la feuille (et par là il faut entendre son poids sec) ne coïncident pas avec ceux de la plante entière.

Pour le *Pisum sativum* l'optimum de développement de la feuille se trouve aux éclairements IV et V ; tandis que l'optimum de développement de la plante entière se trouve à l'éclairement V.

Il y a, aux deux éclairements les plus intenses (IV et V), égalité de poids des feuilles formées, avec tendance à une plus grande surface du limbe à l'éclairement IV qu'à l'éclairement V, tandis que pour la plante entière le poids sec est notablement plus fort à l'éclairement V.

Aux éclairements plus faibles (II et III) la feuille, comme la plante entière, diminue en même temps de poids et de surface.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le poids de la feuille atteint son maximum à l'éclairement III, tandis que le poids de la plante entière atteint son maximum aux éclairements IV et V. L'optimum lumineux pour le développement de la feuille est ici, bien plus que pour le *Pisum sativum*, différent de celui de la plante entière et représenté par une *intensité plus faible.*

La discordance des optima lumineux pour le développement de la feuille et pour celui de la plante entière, montre qu'il ne sera pas possible de déduire de la valeur de l'énergie assimilatrice d'une feuille, celle de la plante entière et de prévoir l'augmentation du poids sec de cette dernière.

L'énergie assimilatrice d'une feuille rendrait seulement assez bien compte du poids sec de cette feuille.

Au point de vue de l'influence de l'éclairement sur le développement de la feuille, un fait important est encore à retenir : c'est l'amincissement progressif du limbe de la feuille avec la diminution de l'intensité lumineuse. Cette diminution de l'épaisseur du limbe est corrélative d'un étalement de la feuille en surface et paraît être une adaptation à une faible intensité lumineuse. L'augmentation de la surface du limbe est limitée pour le *Pisum sativum* au cinquième de la surface d'un même poids de feuille développée à la lumière solaire naturelle.

Pour le *Teucrium Scorodonia* la surface du limbe atteint le *double* de la surface d'un même poids de feuille développée à la lumière solaire directe.

II. — VARIATION DES PROPORTIONS DE CHLOROPHYLLE.

La méthode colorimétrique, qui nous paraît, sous réserve des précautions indiquées (entre autres, établissement d'une courbe de correspondance entre les épaisseurs de solutions observées au colorimètre et les quantités relatives de chlorophylle), une méthode simple, rapide et suffisamment exacte, nous a permis d'établir les variations de la chlorophylle sous les différentes intensités lumineuses.

Les résultats obtenus sont les suivants :

1° La quantité de chlorophylle dans les feuilles d'une même espèce n'est pas constante. Mais elle varie avec l'éclairement sous lequel les individus auxquels ces feuilles appartiennent sont cultivés.

Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Lubimenko (1). Les quantités maxima de chlorophylle se trouvent chez les feuilles développées à la lumière solaire atténuée.

L'éclairement optimum a été l'éclairement III pour le *Pisum sativum*, c'est-à-dire un éclairement d'une intensité égale à celle de la *moitié de l'éclairement solaire direct*. L'optimum lumineux pour le *Teucrium Scorodonia* (espèce riche en chlorophylle) est représenté par les éclairements II-III.

Pour le *Pisum sativum*, à l'éclairement II la quantité de chlorophylle diminue, et cette diminution est en rapport avec l'état de végétation peu active de la plante à cet éclairement.

2° La quantité maxima de chlorophylle produite à l'éclairement le plus favorable est plus élevée chez le *Teucrium Scorodonia* que chez le *Pisum sativum* ; cette quantité est représentée par le nombre 48 pour la première espèce et par le nombre 32 pour la seconde.

3° Pour les différentes intensités lumineuses, le *Teucrium Scorodonia* possède une échelle de variations de la teneur en chlorophylle (30-48) beaucoup plus étendue que celle du *Pisum sativum* (28-32) ; or cette échelle de variations plus étendue se superpose chez la première espèce à une plasticité plus grande des tissus et nous avons vu que cet ensemble de variations a coïncidé avec une identité des énergies assimilatrices.

---

(1) LUBIMENKO, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des sciences nat.*, 9e série).

D'ores et déjà on peut prévoir les facultés plus grandes d'adaptation du *Teucrium Scorodonia* aux diverses intensités lumineuses.

4° Enfin nos résultats établissent qu'à la lumière solaire directe les deux espèces ont des quantités très voisines ou identiques de chlorophylle.

La numération des chloroleucites chez une espèce et l'examen microscopique chez les deux espèces étudiées confirment l'opinion de Lubimenko sur le rôle de la concentration du pigment chlorophyllien dans l'assimilation. C'est la concentration du pigment vert dans les chloroleucites, c'est-à-dire la plus grande coloration de ces chloroleucites plutôt que leur nombre qui détermine la plus grande teneur d'une feuille en chlorophylle.

III. — VARIATIONS DE L'ÉNERGIE ASSIMILATRICE.

Les mesures de l'énergie assimilatrice que nous avons effectuées nous ont donné les résultats généraux suivants :

A. *Assimilation des différentes feuilles aux éclairements sous lesquels elles se sont développées.* — Dans ces mesures d'assimilation les feuilles développées à des éclairements différents ont été mises à assimiler respectivement aux éclairements sous lesquels elles se sont développées.

Les résultats obtenus ont été différents avec les espèces en expérience.

Pour le *Pisum sativum*, les feuilles développées aux éclairements IV et V et assimilant à ces mêmes éclairements respectifs ont une énergie assimilatrice semblable.

Aux éclairements faibles II et III l'énergie assimilatrice est beaucoup plus faible qu'aux éclairements IV et V. Si l'on compare des feuilles développées aux éclairements forts IV et V, et assimilant à ces mêmes éclairements forts, à des feuilles développées aux éclairements faibles II et III, et assimilant à ces mêmes éclairements faibles, on constate une chute très accusée de l'énergie assimilatrice, montrant nettement la non-adaptation à de faibles lumières des feuilles qui s'y sont développées.

A une chute d'intensité lumineuse de grandeur donnée correspond une chute d'énergie assimilatrice de même grandeur.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, si l'on considère des feuilles d'individus jeunes, les feuilles développées aux éclairements III, IV et V et assimilant à ces mêmes éclairements respectifs ont une énergie assimilatrice semblable. Si l'on considère des feuilles d'individus adultes, même la feuille développée à l'éclairement II et assimilant à cet éclairement a une énergie assimilatrice semblable à celle des feuilles développées aux éclairements III, IV et V et assimilant à ces mêmes éclairements.

On peut en conclure que les modifications de structure ainsi que les changements de concentration de la chlorophylle déterminés par le développement à un éclairement faible permettent à la feuille de s'adapter à ces faibles éclairements, et à une chute d'intensité lumineuse très forte ne correspond pas, comme chez le *Pisum sativum*, une chute d'énergie assimilatrice.

On peut rappeler ici qu'aux éclairements faibles, la surface des feuilles augmente et qu'en particulier à l'éclairement II la surface de la feuille est, pour un même poids, le double de celle de la feuille développée à l'éclairement V.

Il faut vraisemblablement attribuer, pour une grande part, à la forme particulière prise par la feuille la valeur de l'énergie assimilatrice constatée. Cet étalement des tissus semble permettre — même à une faible lumière — d'impressionner complètement les diverses assises chlorophylliennes.

Nous pourrons conclure des deux séries d'expériences que nous venons de rappeler que si l'on cultive des plantes à des intensités lumineuses différentes, les feuilles dissemblables qui se sont développées à ces intensités peuvent avoir, si elles sont susceptibles de s'adapter complètement, des énergies assimilatrices semblables.

Ces énergies assimilatrices semblables ont une valeur voisine d'une valeur maxima limite; cette valeur limite étant la valeur de l'énergie assimilatrice à un *fort éclairement naturel* de la feuille développée à cet éclairement.

Le fait que la valeur limite est atteinte caractérise l'adaptation complète d'une feuille à une intensité lumineuse donnée.

C'est ainsi que nous voyons à l'état adulte :

Le *Pisum sativum* adapté à l'éclairement IV ;

Le *Teucrium Scorodonia* adapté aux éclairements II, III et IV.

De l'adaptation de la feuille à une intensité lumineuse donnée se déduit l'adaptation de la plante. Nous savons que :

L'éclairement IV représente les 3/4 de la lumière solaire,
— III — la moitié —
— II — le tiers —

Nous pouvons ainsi préciser quelque peu le qualificatif de plante d'ombre ou de soleil. La plante d'ombre peut supporter une perte de lumière très forte ; égale aux deux tiers de celle habituellement dispensée dans son aire de distribution. Exemple : *Teucrium Scorodonia.*

La plante de soleil sera celle susceptible de ne compenser qu'une perte de lumière relativement faible. Exemple : *Pisum sativum*, qui supporte seulement une diminution d'intensité lumineuse égale au quart de la lumière solaire habituellement dispensée.

B. *Assimilation à la lumière solaire directe de feuilles développées à différents éclairements.* — L'assimilation a été mesurée, pour toutes les feuilles, à une même intensité lumineuse, qui a été la lumière *solaire directe assez intense* dispensée aux environs de midi en août et septembre.

Les quatre feuilles provenant chacune de l'un des éclairements II, III, IV, V, mises à assimiler différaient entre elles par leur structure et par leur contenu chlorophyllien.

Pour le *Pisum sativum*, à un moment donné de l'évolution de la plante (floraison), la feuille développée à l'éclairement III a fourni une énergie assimilatrice supérieure à celle de la feuille développée à la lumière solaire directe.

Pour le *Teucrium Scorodonia*, le même phénomène a été constaté à tous les stades du développement considéré pendant la première année de végétation.

Nous sommes donc amenés à conclure qu'*une feuille développée à un faible éclairement peut avoir, à un éclairement fort, une énergie assimilatrice supérieure à celle de la feuille développée à cet éclairement plus fort.*

A quoi est dû ce phénomène? Très probablement à la plus forte proportion de la chlorophylle qui s'est développée grâce à la faible lumière dans laquelle la plante a vécu et qui se trouve entièrement utilisée par l'exposition momentanée de la feuille à la lumière solaire directe.

La règle qui vient d'être formulée ci-dessus n'est cependant pas générale. Pour des feuilles trop jeunes, et aussi lorsque la feuille est soumise à un éclairement faible trop éloigné de son optimum lumineux de développement, la surproduction de chlorophylle qui a lieu est mal utilisée lorsque, pour mesurer l'assimilation, on transporte la feuille à un fort éclairement. L'énergie assimilatrice de la feuille reste alors inférieure à celle de feuilles développées à une plus forte intensité lumineuse et contenant moins de chlorophylle.

Dans ces dernières conditions, deux facteurs paraissent intervenir dans l'assimilation chlorophyllienne pour en diminuer la valeur à un fort éclairement. Ces deux facteurs sont la structure et l'activité propre du protoplasma; leur action présente des intensités différentes aux divers moments de la vie de la plante.

Au début du développement, le facteur structure paraît être surtout en cause; la simplicité excessive des tissus fait que la chlorophylle mal protégée est détruite par un excès de lumière lorsque la feuille est transportée d'un faible éclairement à un fort éclairement lors de l'assimilation. Plus tard, la feuille a bien acquis les tissus protecteurs nécessaires; mais la plante, trop éloignée de son optimum lumineux, ne montre qu'une végétation maladive et paraît atteinte dans l'activité propre de son protoplasma.

Dans ses recherches sur l'énergie assimilatrice à la lumière solaire directe de feuilles développées à l'ombre et au soleil (1), Géneau de Lamarlière a conclu à ce que l'énergie assimilatrice des feuilles développées au soleil était toujours plus forte que celle des feuilles développées à l'ombre.

Une partie de nos résultats est en contradiction avec ces conclusions.

L'explication de cette contradiction se trouve dans ce fait que Géneau de Lamarlière n'a étudié à la lumière solaire directe que l'énergie assimilatrice de feuilles développées à deux intensités lumineuses très éloignées l'une de l'autre, tandis que dans nos expériences l'énergie assimilatrice, mesurée à la lumière solaire directe, a été déterminée sur des feuilles développées à un plus grand nombre d'intensités lumineuses (quatre) pour une échelle de variations identique. Nous avons donc employé des intensités intermédiaires que n'avait pas Géneau de Lamarlière.

---

(1) *Loc. cit.*

En comparant l'épaisseur des limbes des feuilles d'une même espèce développées à l'ombre et au soleil données par cet auteur dans son mémoire, on voit que ces épaisseurs sont, pour les feuilles développées à l'ombre, le plus souvent le double des épaisseurs des mêmes feuilles développées au soleil. Nous obtenons dans nos expériences une pareille modification morphologique à l'éclairement II pour le *Teucrium Scorodonia*. Nous pouvons admettre que le mot « ombre » employé par Géneau de Lamarlière définit une intensité lumineuse à peu près égale à celle de notre éclairement II.

Or, à cet éclairement II, les feuilles de *Pisum sativum* et celles de *Teucrium Scorodonia* qui s'y sont développées possèdent, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice *toujours plus faible* que celle des feuilles développées au soleil (éclairement V), et ceci alors est conforme aux conclusions de Géneau de Lamarlière.

Mais les feuilles développées aux éclairements plus faiblement atténués III et IV ont le plus souvent donné, à la lumière solaire directe, des valeurs de l'énergie assimilatrice plus forte que celle des plantes développées à cette même lumière solaire directe. Nous avons exposé les raisons qui nous ont paru expliquer les faits ainsi constatés. Ces faits sont en contradiction avec les conclusions de Géneau de Lamarlière ; mais ils se sont produits dans des expériences qui ne sont pas comparables et ils montrent seulement qu'il faut donner aux conclusions émises par l'auteur que nous citons un sens plus restrictif que celui qu'il leur avait attribué.

Nous ne dirons pas avec lui que les feuilles développées au soleil possèdent, à une même intensité lumineuse (lumière solaire directe), une énergie assimilatrice plus forte que celle des feuilles développées à l'ombre ; mais nous distinguerons deux cas dans la comparaison des feuilles développées au soleil avec celles développées à une lumière atténuée.

1° L'atténuation de l'intensité lumineuse est très forte ; la feuille s'est développée très loin de son optimum lumineux (éclairement II). Les conclusions de Géneau de Lamarlière sont applicables : les feuilles développées à la lumière solaire directe possèdent à cette même intensité lumineuse une énergie assimilatrice *plus forte* que celle des feuilles développées à la lumière fortement atténuée.

2° L'atténuation de l'intensité lumineuse est moindre ; l'éclairement auquel la feuille s'est développée est relativement peu éloigné de son optimum lumineux (éclairement III). Les conclusions de Géneau de Lamarlière ne peuvent s'appliquer : la feuille développée à cette lumière atténuée possède, à la lumière solaire directe, une énergie assimilatrice plus forte que celle de la feuille développée à cette même lumière solaire directe.

IV. — STRUCTURE ET ASSIMILATION.

Les derniers chapitres de ce travail ont eu pour but de mettre en évidence certains des rapports existants entre la structure et l'assimilation. Un des premiers facteurs qui interviennent pour déterminer la valeur de l'énergie assimilatrice — cela a été mis en évidence plusieurs fois dans le cours de ce mémoire — est la proportion de la chlorophylle. Mais des feuilles renfermant des quantités égales de chlorophylle peuvent présenter, à une même intensité lumineuse, des énergies assimilatrices différentes.

Le facteur « structure », dans plusieurs cas, paraît alors intervenir. Nous pouvons choisir, dans les différentes structures constatées, trois types assez bien définis : deux types extrêmes, l'un de feuilles développées à la lumière solaire directe, que nous appellerons S (soleil) ; l'autre de feuilles développées à une lumière très fortement atténuée, que nous appellerons O (ombre) ; un troisième type, qui sera intermédiaire et que nous désignerons par la lettre I.

Dans la structure du type S, qui est donc celle de feuilles développées à la lumière solaire directe, on voit que la croissance de la feuille s'est effectuée beaucoup en épaisseur. Une coupe transversale montre des assises palissadiques bien différenciées et un appareil protecteur bien développé. Les feuilles ayant cette structure assimilent fortement à la lumière solaire directe, mais assimilent peu aux faibles intensités lumineuses.

Dans la structure du type O, appartenant aux feuilles développées à une très faible intensité lumineuse, la feuille s'est étalée davantage en surface. On ne rencontre pas d'assises palissadiques nettement formées, mais souvent un parenchyme entièrement lacuneux; le tissu protecteur est très peu développé. Les feuilles possédant cette structure assimilent moins activement à la lumière solaire directe qu'aux faibles intensités lumineuses.

D'autre part, si on compare les feuilles de structure O aux feuilles de structure S, on constate :

1° Qu'aux très faibles intensités lumineuses, les premières (O) assimilent plus activement que les secondes (S).

2° Qu'aux fortes intensités lumineuses, les premières (O) assimilent moins activement que les secondes (S).

Les feuilles de structure O ont donc pour l'assimilation un optimum lumineux représenté par un éclairement plus faible que la lumière solaire directe.

Dans la structure intermédiaire I, appartenant aux feuilles développées à une intensité lumineuse moyenne, le tissu palissadique est moins différencié que dans la feuille S et plus différencié que dans la feuille O. D'autre part, le tissu protecteur est moyennement développé. Les feuilles ayant cette structure, comme les feuilles de structure S, assimilent plus fortement à la lumière solaire directe qu'à une très faible intensité lumineuse ; mais, si on compare la feuille de structure I à la feuille de structure S, on constate :

1° Qu'aux intensités lumineuses moyennes, les premières (I) assimilent plus que les secondes (S).

2° Qu'aux fortes intensités lumineuses, les premières (I) assimilent aussi plus que les secondes (S).

3° Que même l'énergie assimilatrice des feuilles I, à une intensité lumineuse moyenne, atteint l'énergie assimilatrice des feuilles S à la lumière solaire directe.

Cette structure intermédiaire I se montre donc comme la structure la plus avantageuse, puisque à une intensité lumineuse relativement faible elle donne à la feuille une énergie assimilatrice égale à celle que donne la structure S à la lumière solaire directe, et qu'à la lumière solaire directe, la valeur de l'énergie assimilatrice de la feuille à structure I est plus grande que celle de la feuille à structure S. Mais cette structure I ne peut se produire et se maintenir qu'à une intensité lumineuse atténuée : dans la nature, elle ne peut que permettre à la feuille de compenser la perte de lumière qu'elle peut être amenée à subir. Dès que l'intensité lumineuse dans laquelle vit la plante augmente, cette structure disparaît.

Les feuilles d'arbrisseaux développés à l'ombre des arbres de haute futaie prennent cette structure I.

Nous avons vu que, selon que l'on compare les feuilles à structure S et O à une forte ou à une faible intensité lumineuse, l'énergie assimilatrice de l'une est tantôt plus forte, tantôt plus faible que celle de l'autre.

On peut dire que comparer deux feuilles d'une même espèce, plus ou moins différentes parce qu'elles se sont développées à des éclairements différents, à une intensité lumineuse arbitrairement choisie, n'est pas une opération rationnelle qui puisse rendre compte de l'énergie assimilatrice relative des deux feuilles ; il faut comparer ces deux feuilles respectivement aux intensités lumineuses sous lesquelles elles se sont formées et auxquelles elles assimilent pendant la durée de leur développement.

Si ces intensités lumineuses ne sont pas trop éloignées de l'optimum lumineux pour le développement de la plante, on devra obtenir des valeurs à peu près semblables.

Sous cette condition, on pourrait dire que le facteur structure multiplié par le facteur intensité lumineuse égale une constante.

La feuille s'adapte en effet — dans certaines limites — aux éclairements sous lesquels elle se développe ; ce sont ces éclairements qui déterminent la structure. A son tour, cette structure intervient dans l'assimilation et contribue à réaliser, sous la lumière habituellement reçue, l'énergie assimilatrice propre à l'espèce.

Les structures considérées S, O et I sont les structures adaptées aux intensités lumineuses reçues pendant le développement ; ce sont les structure qui réalisent pour les plantes les conditions d'existence les plus favorables sous leurs éclairements respectifs. Ainsi les feuilles à structure O et I donneront toujours, aux intensités lumineuses qui y correspondent et qui sont plus faibles que celles auxquelles vivent les feuilles à structure S, une valeur de l'énergie assimilatrice plus grande que la feuille S.

Il y a, par rapport aux intensités lumineuses sous lesquelles vivent les plantes ce qu'on pourrait appeler une spécificité des tissus.

Plusieurs expériences relatées au chapitre IV ont montré que des feuilles développées à de faibles intensités lumineuses (par exemple : *Pisum sativum* développé à l'éclairement II) n'atteignaient jamais, à la lumière solaire directe qu'une valeur de l'énergie assimilatrice très faible. Or les feuilles considérées appartenaient à des plantes cultivées loin de leur optimum lumineux. Leurs fonctions physiologiques sont ralenties et, malgré une proportion de chlorophylle forte, une structure normale, l'énergie assimilatrice reste faible. On pourrait expliquer ce fait en faisant intervenir l'activité propre du protoplasme qui, chez cette feuille de *Pisum sativum* développée à un faible éclairement, serait peu intense.

L'énergie assimilatrice de différentes feuilles d'une même espèce paraît donc au moins soumise aux facteurs suivants :

1° Intensité lumineuse à laquelle a lieu l'assimilation.

2° Intensité lumineuse de développement sous la dépendance de laquelle se trouvent : 1° la proportion de chlorophylle ; 2° la structure ; 3° l'activité propre du protoplasma.

Conclusions générales. — L'ensemble de nos expériences faites avec détail sur deux plantes prises comme types a donné des résultats qui sont certainement susceptibles d'une certaine généralisation. Ces résultats montrent que les différentes espèces végétales à chlorophylle doivent présenter dans la nature, en ce qui concerne leur assimilation chlorophyllienne des capacités d'adaptation à l'éclairement très différentes. Ces capacités d'adaptation doivent être en rapport — toutes autres conditions égales d'ailleurs — avec l'aire d'extension de ces espèces, aux diverses luminosités naturelles.

Un certain nombre d'espèces doivent être analogues au *Teucrium Scorodonia*, c'est-à-dire capables de réagir contre un éclairement faible, de manière à rétablir la même énergie assimilatrice que celle qui se produit en pleine lumière. D'autre part, l'assimilation chlorophyllienne jouant un rôle considérable dans la physiologie des végétaux, on peut déduire de ce qui précède que les plantes qui sont susceptibles d'adapter leur assimilation à des éclairements très différents pourront effectuer leur évolution complète, germer, fleurir et fructifier aussi bien à l'ombre qu'au soleil.

D'autres au contraire, comme le *Pisum sativum*, ne peuvent s'adapter à la lumière atténuée qu'entre des limites d'intensité lumineuse plus restreintes et plus voisines de la lumière maxima. Lorsqu'elles végètent dans une ombre trop épaisse, elles ont toutefois une tendance à réagir contre cette lumière insuffisante; mais elles n'arrivent pas à fleurir normalement et à fructifier.

Il existe sans doute des espèces qui ne sont adaptables qu'à des intensités lumineuses très faibles, car on ne les trouve dans la nature que dans les endroits peu éclairés (ex.: Poa nemoralis, certaines Fougères, etc.).

En outre, chaque espèce végétale, dans la limite où elle peut supporter les variations de lumière, tend par la modification de sa forme et de sa structure, ainsi que par les variations des proportions de la chlorophylle, à atteindre pour l'assimilation une valeur, toujours la même, qu'on pourrait appeler la constante spécifique de l'action chlorophyllienne.

D'autre part, nos expériences ont montré :

1° Qu'une feuille développée à un faible éclairement peut, à la lumière solaire directe, assimiler davantage qu'une feuille développée à un éclairement plus fort; nous avons fixé les limites dans lesquelles cette proposition peut être vraie.

2° L'adaptation de la structure de la feuille à la lumière qu'elle reçoit et la supériorité d'une structure sur une autre au point de vue de l'énergie assimilatrice pour des valeurs déterminées de l'intensité lumineuse (1).

---

(1) Au moment de la mise en pages, nous avons connaissance du mémoire de Wilhelm Plester (*) sur l'assimilation et la respiration dans les variétés d'une même espèce qui se distinguent par la coloration de leurs feuilles. — Plester a, comme nous, déterminé à la balance des poids frais et des poids secs de feuilles et de plantes entières, compté des feuilles, mesuré des surfaces et dosé au moyen du colorimètre la chlorophylle. Il s'est occupé de plus des cendres et en a déterminé avec le poids, la composition qualitative. Au point de vue des fonctions physiologiques, il a mesuré la valeur de l'énergie assimilatrice, et cela par l'augmentation du poids sec de moitiés de feuilles : l'une de ces moitiés étant séparée de la plante et pesée, l'autre moitié restant sur la plante et continuant à assimiler, un séjour préalable à l'obscurité des deux moitiés de feuilles les ayant débarrassées toutes deux de leurs hydrates de carbone. La valeur de l'énergie respiratoire a été déterminée par titrage, avant et après respiration, d'une solution de baryte sur laquelle passait l'air chargé de CO^2 exhalé par la plante. Ce qui nous intéresse plus particulièrement dans les résultats obtenus par Plester, c'est que, ayant trouvé pour les variétés vert pâle de *Mirabilis Jalapa* une certaine concentration chlorophyllienne, il n'a pas obtenu une augmentation de poids sec et par suite une valeur de l'énergie assimilatrice proportionnelle. La valeur de l'énergie assimilatrice trouvée a été plus forte que ce qu'elle aurait dû être avec la proportion de chlorophylle constatée. Un nouveau facteur était intervenu : l'augmentation de la surface de la feuille par rapport à un même poids frais de cet organe. D'autre part, les feuilles du *Catalpa atropurpurea*, rouges dans leur jeunesse, perdirent complètement leur anthocyane lorsqu'elles furent complètement développées, et alors le contenu chlorophyllien fut trouvé plus abondant que pour la feuille verte normale et aussi l'énergie assimilatrice plus élevée. Nos résultats viennent confirmer et préciser ceux obtenus par Plester. Nous avons vu que, lorsqu'on supprimait à la plante une certaine quantité de lumière, elle réagissait, essayant de s'adapter par l'augmentation de la chlorophylle, par l'étalement de ses tissus en surface, et cela tant que la valeur de l'assimilation n'avait pas atteint — à la lumière où la plante était cultivée et où son énergie assimilatrice était mesurée — la valeur de l'assimilation de la feuille normale à la lumière normale. Dans presque toutes les expériences de l'auteur cité, ce n'est pas la quantité de lumière qui est diminuée, mais la quantité de chlorophylle (feuilles de Chlorina) et l'étalement en surface se produit encore. Quand, indirectement, c'est la lumière qui est diminuée (feuilles rouges de Catalpa où l'anthocyane forme écran), il se développe une forte proportion de chlorophylle qui, lorsque la feuille est devenue verte et largement éclairée, provoque une forte énergie assimilatrice. Tout ceci vient à l'appui de nos conclusions de la page 108 : dans le phénomène assimilateur, la concentration chlorophyllienne, la structure (étalement en surface), l'intensité lumineuse sont liées. Ces trois facteurs, le protoplasma n'étant pas atteint, se suppléent — mais seulement dans certaines limites — pour maintenir constante et voisine du taux normal de l'espèce, l'énergie assimilatrice de l'individu.

(*) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Breslau, 1912.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LE
DÉVELOPPEMENT ET LA NUTRITION DES MOUSSES EN MILIEUX STÉRILISÉS

Par Camille SERVETTAZ

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE ET TECHNIQUE

I. — HISTORIQUE

On a fait, jusqu'ici, peu de recherches expérimentales sur le groupe des Muscinées. Nous connaissons seulement les travaux de Élie et Émile Marchal (1) sur l'aposporie et la sexualité des Mousses, et quelques expériences de Correns (2) et de Gœbel (3) sur le développement des propagules ou d'autres organes de la plante. Encore faut-il remarquer que la méthode pasteurienne a été rarement appliquée dans toute sa précision. Quoi qu'il en soit, on ne sait encore que très peu de choses sur la nutrition des Mousses et leur dépendance vis-à-vis des agents extérieurs.

En 1906, cependant, Paul Becquerel (4) a donné un court aperçu sur le développement en cultures pures des protonémas d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum.*

---

(1) Él. et Ém. Marchal, Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques (*Mém. publiés par l'Acad. royale de Belgique*, t. I, fasc. V, 1906). — Aposporie et sexualité chez les Mousses (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, Classe des sciences, 1906).

(2) C. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Iéna, 1899.

(3) K. Gœbel, Organographie der Pflanzen, II Teil, 1 Heft, Bryophyten. Iéna, 1898.

(4) P. Becquerel, Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*. Nutrition et développement de leurs protonémas dans des milieux stérilisés (*Revue gén. de botanique*, t. XVIII, pp. 49-67, 1906).

Nous avons étendu ces premières recherches expérimentales à la nutrition d'autres espèces de Mousses, en variant et en multipliant les milieux de cultures et en employant des dispositifs spéciaux qui nous ont permis de suivre l'évolution complète de la plante, de la spore à la formation des organes sexués.

Par des cultures sur gélose ou sur gélatine, dans des milieux sucrés ou non, à la lumière ou à l'obscurité, nous avons abordé le problème des synthèses carbonées ; d'autres cultures nous ont aussi conduit à la question de l'utilisation de l'azote organique, à celle du rôle de différents métaux dans la nutrition, à l'emploi du sulfate de fer comme moyen de destruction des Mousses des prairies, etc. ; enfin, après avoir cherché à préciser l'action de certains facteurs extérieurs : lumière, chaleur, pesanteur, etc., nous nous sommes intéressé au problème de la sexualité en ce qui concerne la proportion des sexes dans les espèces bisexuées, et, dans tous les cas, nous avons soigneusement noté les modifications apportées par les changements de milieux.

II. — TECHNIQUE

Ayant mis un temps assez long pour acquérir une technique satisfaisante, nous croyons utile de la faire connaître, ne serait-ce que pour faciliter le contrôle de nos expériences.

A. **Matériel.** — Dans son ensemble, notre méthode est celle des cultures pures de Pasteur. Le vase de culture le plus commode, lorsqu'on veut suivre le développement total de la plante, est le flacon conique d'Erlenmeyer, dont il est facile d'approprier la taille à celle de l'espèce cultivée. Pour les formes naines, une capacité de 60 centimètres cubes est très suffisante, mais, pour les formes plus grandes, il faut utiliser des flacons de 100 à 500 centimètres cubes. Ces vases ont l'avantage d'être très clairs, spacieux, parfaitement stables, faciles à fermer, à manipuler ; néanmoins, lorsqu'on veut s'en tenir à la germination et au stade protonéma, il est avantageux d'employer de simples tubes à essais, beaucoup moins dispendieux, moins encombrants, et très suffisants pour l'étude des premiers stades du développement. On se trouve bien de combiner leur emploi avec celui des flacons d'Erlenmeyer. On multiplie donc les ensemencements dans les tubes à essais, car il faut compter sur de nombreux insuccès, et l'on repique ensuite les semis dans les Erlenmeyer.

Les boîtes de Pétri ordinaires rendent particulièrement service, en certains cas, car elles permettent une bonne aération des cultures, mais elles manquent souvent de hauteur et se laissent fréquemment contaminer au bout de quelques semaines. Toutefois, des boîtes hautes de 5 à 6 centimètres, ou assez minuscules pour prendre place sur la platine du microscope, seraient souhaitables à différents points de vue.

Les ballons à fond plat offriraient toutes les qualités des Erlenmeyer s'ils étaient moins encombrants et moins fragiles.

Les boîtes du Dr Roux, du Dr Pinoy, très commodes pour l'étude des Bactériacées, des Champignons, des Algues, ne présentent pas d'avantages particuliers pour l'objet de nos recherches. Quant aux cellules de Van Tieghem, aux tubes capillaires, nous avons dû en négliger l'emploi, les germinations des spores se faisant beaucoup mieux sur un substratum humide qu'au sein d'un liquide, vraisemblablement par besoin d'aération.

B. **Milieux de culture.** — *a*) MILIEUX SOLIDES. — Les milieux gélosés ou gélatinés ayant souvent donné d'excellents résultats dans les cultures d'Algues (1), nous les avons employés à notre tour. Nous n'insisterons pas sur les procédés de préparation de ces milieux qui se trouvent décrits dans tous les traités de Bactériologie, cependant nous attirerons l'attention sur la nécessité de débarasser l'agar-agar des sels minéraux qu'il renferme (laver avec une solution d'acide chlorhydrique à 1/2000, pendant vingt-quatre heures, puis à l'eau distillée, laisser quelques heures en présence d'un peu d'ammoniaque pour faire disparaître l'acide, puis laver de nouveau à l'eau distillée).

---

(1) Cf. CHODAT et GRINTZESCO, Sur les méthodes de cultures pures des Algues vertes (*Compte rendu du Congrès intern. de Botanique de Paris*, 1900).

tout au moins lorsqu'on veut préciser le rôle d'une substance déterminée dans la nutrition, car on sait que certains éléments peuvent intervenir de notable façon, même lorsqu'ils n'existent qu'en très minimes quantités dans le milieu de culture. Pour la même raison, il paraît aussi indispensable, dans les recherches sur l'influence du calcium et du potassium (cultures en milieux liquides), de paraffiner les vases d'expérience, car il est aujourd'hui bien démontré que le verre est en partie soluble dans l'eau distillée. Pour la préparation d'une eau distillée absolument pure et le paraffinage des vases de culture, nous renvoyons à la méthode de Chodat que l'on trouvera décrite dans un Mémoire d'Adjarof sur les Algues (1). Dans nos expériences, la gélose ou la gélatine ont été employées seules ou rendues nutritives par la solution suivante dont nous devons la composition à MM. Élie et Émile Marchal (2).

Solution de Él. et Ém. Marchal

Azotate d'ammonium	1 gramme.
Sulfate de potassium	$0^{gr},5$
— de magnésium	$0^{gr},5$
— de calcium	$0^{gr},5$
Phosphate d'ammonium	$0^{gr},5$
Sulfate de fer	$0^{gr},01$
Eau, Q S. pour	1 000 cent. cubes.

Potasse caustique à 10 p. 100, quelques gouttes, jusqu'à complète neutralisation de la liqueur.

Enfin, dans certains cas, du glucose, différents sucres ou hydrates de carbone ont été ajoutés en proportions variables à ce milieu. Nous avons aussi essayé l'emploi d'extraits de terreau, cela sans profit, car ces préparations, de compositions variables et indéterminées, ont en outre le grand inconvénient de favoriser le développement des moisissures.

Les bouillons de viande gélatinés ou glucosés, les milieux de Sabouraud, au sérum, utilisés en Bactériologie, se sont toujours montrés nuisibles aux cultures.

b) Milieux liquides. — Les solutions de Detmer et de Knop, que nous avons ramenées à la concentration de 3 grammes de sels par litre (optimum) de la façon indiquée ci-après, nous ont donné des développements sensiblement égaux entre eux, mais légèrement inférieurs à ceux qui résultent de l'emploi d'une solution de Marchal (de même concentration). Il est à remarquer que le Knop ne diffère du Detmer que par la substitution de l'azotate de potassium au chlorure de potassium, et que le Knop — dont le fer a été fourni sous la forme de sulfate — ne contient pas de chlore, comme la solution de Marchal, d'ailleurs.

---

(1) M. Adjarof, Recherches expérimentales sur la Physiologie de quelques Algues vertes. Genève, 1905.

(2) Nous remercions ici bien vivement MM. Élie et Émile Marchal pour tous les renseignements qu'ils ont eu l'obligeance de nous fournir.

Solution de Detmer modifiée.

Azotate de calcium	1 gramme.
Chlorure de potassium	0^{gr},5
Sulfate de magnésium	0^{gr},5
Phosphate de potassium (monopotassique)	0^{gr},5
Sesquichlorure de fer	VI-VIII gouttes.
Eau distillée, Q. S. pour	1000 cent. cubes.

Solution de Knop modifiée.

Azotate de calcium	1 gramme.
Azotate de potassium	0^{gr},5
Sulfate de magnésium	0^{gr},5
Phosphate de potassium	0^{gr},5
Sulfate de fer	0^{gr},05
Eau distillée, Q. S. pour	1000 cent. cubes.

Remarque. — Avoir soin de neutraliser très exactement avec une solution de potasse à 10 p. 100, car les moindres traces d'acide gênent considérablement le développement des Mousses. — Comme milieu liquide naturel, nous avons employé l'eau ordinaire, stérilisée à 120°. Bien que les Mousses ne se développent pas longtemps aux dépens d'une quantité d'eau limitée, dont les réserves sont bientôt épuisées, les cultures alimentées par l'eau seulement sont très intéressantes, car elles se rapprochent beaucoup de celles qui existent dans la nature et fournissent ainsi un élément de contrôle pour juger des modifications apportées par les milieux artificiels.

c) Substratums humides. — Pour faire germer des spores de Mousses, on peut, à la rigueur, les déverser simplement dans le liquide nutritif, au fond duquel elles finissent toujours par tomber ; cependant, il est rare que dans ce cas l'on obtienne de bonnes germinations, les filaments du protonéma se trouvant gênés par les matières salines qui se déposent habituellement au fond du vase ; peut-être souffrent-ils aussi d'un manque d'oxygène. Quoi qu'il en soit, les germinations sous l'eau sont beaucoup plus tardives, moins abondantes qu'au contact de l'air, et périssent souvent de très bonne heure, sans compter qu'elles se prêtent mal aux observations. Il est donc nécessaire de placer la spore dans des conditions d'aération plus convenables et de la soustraire à l'action des dépôts salins. Pour cela nous avons eu recours à différents dispositifs.

1° *Cultures sur coton hydrophile et papier-filtre.* — Ce procédé convient spécialement à l'emploi des vases d'Erlenmeyer et des boîtes de Pétri. On introduit dans le fond de ces vases des plaques de coton hydrophile sous une épaisseur de 1 centimètre environ et on les recouvre d'une rondelle de fort papier-filtre (Planche I). On verse le liquide nutritif jusqu'à affleurement de la surface libre, et après fermeture et stérilisation on a un dispositif des plus commodes pour l'ensemencement des spores et l'observation du développement complet de la plante. Il a l'avantage de renfermer une notable quantité d'eau et d'aliment, suffisante pour une année environ, surtout si l'on a soin de réduire l'évaporation par l'apposition d'une petite éprouvette formant capuchon sur les Erlenmeyer ; d'autre part, la surface continue formé par le papier s'oppose à l'éparpillement des spores, rend très apparents les protonémas, et la suite des observations devient ainsi très facile.

2° *Cultures sur coton hydrophile seul.* — Lorsqu'on ne vise que le plus grand développement de la plante et que l'on ne cherche pas à observer spécialement les premiers stades de la germination, il y a avantage à supprimer la couche superficielle de papier-filtre du substratum précédent, car ce revêtement gène la pénétration des rhizoïdes dans la profondeur. Il est alors préférable de s'en tenir à une simple plaque de coton hydrophile. Dans ce cas, les filaments du protonéma se ramifient abondamment et produisent parfois des formes de multiplication d'un grand intérêt.

Les cultures sur coton hydrophile se font aussi très bien à l'intérieur des tubes étranglés, dits tubes à pommes de terre. La préparation de ces tubes est des plus simples et se conçoit aisément sans description.

3° *Cultures sur papier seul.* — Au lieu de coton hydrophile, on peut garnir le fond des vases (Erlenmeyer ou Pétri) de plusieurs doubles de papier-filtre (Planche I), mais la culture sur papier seul convient surtout quand on utilise des tubes à essais. Ces tubes, comme nous le savons déjà, sont d'un emploi très commode pour effectuer des germinations. On les remplit de la solution nutritive à peu près jusqu'au tiers, puis on y introduit, en l'appliquant contre les parois, une lame de papier-filtre d'une hauteur sensiblement égale aux deux tiers de celle du tube et le recouvrant sur la moitié de son contour environ (Planche II). C'est sur cette lame que se font les ensemencements. Nous verrons bientôt comment. Les tubes sont fermés et stérilisés suivant la méthode ordinaire. Pour les rendre moins encombrants, plus faciles à observer et les placer dans des conditions gales et convenables de lumière, on se trouve bien de les suspendre en brochettes le long de baguettes que l'on fixe très aisément aux châssis des fenêtres, le long des murs ou des meubles du laboratoire, suivant les éclairements qu'on veut obtenir.

4° *Cultures sur plaques de porcelaine, d'écorce ou de tourbe.* — C'est souvent avec succès que les plaques de porcelaine ont été employées dans la culture des Algues (1 et 2), car elles favorisent le développement des espèces qui demandent beaucoup d'air et une humidité ménagée. Pour nos expériences, nous nous sommes servi de plaques étroites, que nous introduisons, soit dans des tubes étranglés (Planche II), soit au fond de vases d'Erlenmeyer. Les spores adhèrent mal à la surface de ces plaques et tombent, pour la plupart, au fond du liquide ; d'autre part, elles ne reçoivent pas une quantité d'eau suffisante dans les parties éloignées de plus de sept à huit millimètres de la surface du liquide ; aussi, l'emploi des plaques de porcelaine est-il nettement moins avantageux que celui des lames de papier. Un autre inconvénient est qu'il est impossible d'en détacher sans l'endommager le protonéma qui les couvre, ce qui est une gêne pour les observations microscopiques ; d'ailleurs le déve-

---

(1) R. Chodat et M. Goldflus, Note sur la culture des Cyanophycées (*Bull. de l'Herbier* Boissier, 1897).

(2) J. Grintzesco, Recherches expérimentales sur la Morphologie et la Physiologie de Scenedesmus acutus Mey. Genève, 1902.

loppement sur porcelaine est toujours d'une extrême lenteur.

Aux plaques de porcelaine, nous avons tenté de substituer des fragments d'écorce de différents arbres ou des tranches de tourbe ; mais, dans ce cas, les résultats ont été totalement négatifs, les produits bruns tanniques ou humiques abandonnés par les substratums empêchant tout développement. Nous avions cependant pris la précaution de faire macérer les écorces pendant une dizaine d'heures dans l'eau d'un autoclave chauffé à 120°.

En résumé, c'est soit sur gélose ou gélatine, soit sur le papier des tubes à essais, soit sur le coton des flacons d'Erlenmeyer ou des vases de Pétri que nous avons obtenu les cultures les meilleures.

C. **Soins à donner aux cultures.** — *a*) Lumière. — Il est très important que l'éclairement des cultures soit parfaitement réglé. Cette opération ne peut évidemment être réalisée une fois pour toutes ; aussi les cultures demandent-elles sans cesse à être déplacées ou pourvues d'écrans appropriés. Pendant la belle saison, les rayons directs du soleil leur sont très préjudiciables, surtout au moment où la spore commence à germer. Il suffit alors de quelques instants d'une vive insolation pour les faire périr irrémédiablement. En été, le meilleur moyen d'éviter des mécomptes est d'installer les cultures devant une fenêtre orientée au Nord. Pendant le reste de l'année, la lumière correspondant à cette orientation serait insuffisante pour certaines espèces (il faut aussi tenir compte des besoins en chaleur), et il vaut mieux adopter les expositions Est ou même Sud, en ayant soin de tamiser la lumière par des feuilles de papier, dès qu'elle devient trop forte, à moins que l'on ne préfère déplacer les cultures. En un mot, l'intensité de la lumière joue un rôle capital dans la vie des Mousses, et l'on ne saurait trop en surveiller l'action pour la bonne marche des expériences.

b) Chaleur. — Une température de 16°-25° paraît réaliser un optimum pour la germination et le développement. Partant de cette observation que beaucoup de Mousses résistent parfaitement aux froids de l'hiver, nous avions, au début de nos recherches, placé nos cultures dans une serre froide, à une température de 5°-7° environ, dans le but de les protéger contre les moisissures; mais, dans ces conditions, nous n'obtînmes pas de germinations, et les protonémas déjà développés demeurèrent stationnaires. Si, en pleine nature, des Mousses peuvent germer et s'accroître pendant la saison froide, il est à supposer que c'est à la faveur des élévations de température qui se produisent journellement vers le milieu de la journée. Les phénomènes vitaux mis en branle pourraient ensuite se poursuivre pendant quelque temps à des températures insuffisantes à les provoquer. De semblables retards de l'effet sur la cause sont en effet possibles et se constatent, par exemple en physique, avec les phénomènes de surfusion.

En été, des flacons exposés au soleil et revêtus de papier noir pour éviter les effets destructeurs de la lumière directe, atteignent souvent des températures de 45 à 50 degrés. On constate qu'à cette température le développement est arrêté et que les cultures périssent, à commencer par les tiges aériennes. On connaît les belles études de Molish (1) concernant l'action du froid sur les plantes. Cet auteur a démontré que si certaines plantes se fanent bien au-dessus de 0°, par l'action du froid, c'est que leurs racines ont cessé de pouvoir absorber l'eau à ces températures, bien que le liquide nourricier soit encore éloigné de son point de congélation. Par analogie, on peut donc supposer que le même phénomène se produit aux températures élevées, et l'on s'explique alors facilement que la mort des Mousses commence par les tiges feuillées, non plongées dans l'eau, bien que d'une façon générale la « chaleur humide » devienne plus rapidement nuisible à la substance vivante que la « chaleur sèche ». A une température de 45°-50°, une Mousse en pleine végétation (du moins pour les espèces que nous avons étudiées) cesserait donc de vivre parce que ses rhizoïdes ne pourraient plus absorber l'eau ?

c) Évaporation. — Les Mousses ayant un développement très lent, demandant souvent plus d'une année pour être complet, il importe de garantir les cultures contre une trop grande perte d'eau, si l'on ne veut pas voir troubler les résultats des expériences par des changements de concentration du milieu, ou avoir à remettre trop souvent de la solution nutritive. Cette opération comporte toujours, en effet, de grandes chances de contamination, surtout lorsque les orifices des vases portent des poussières, comme il arrive inévitablement au bout d'un certain temps.

---

(1) H. Molish, Untersuchungen uber das Erfrieren der Pflanzen. Iéna, 1897.

Lorsque le vase contient beaucoup d'eau, ce qui est le cas pour nos vases d'Erlenmeyer, une courte éprouvette, renversée sur le goulot et stérilisée en même temps que le vase, est suffisante pour ménager l'évaporation. Si le tampon d'ouate obturateur est suffisamment gros et débordant, il garnit parfaitement l'intervalle existant entre le capuchon et le col du flacon, de sorte qu'il ne peut pénétrer ni poussières ni germes au-dessus du bouchon, ce qui est un grand avantage pour la bonne conservation des cultures.

Pour les tubes à essais, un semblable dispositif conviendrait aussi très bien, mais n'ayant pu nous procurer les éprouvettes-capuchons nécessaires à cet effet, nous avons eu recours aux capuchons de caoutchouc d'un usage courant en Bactérioogie. Ils ont l'avantage de s'opposer beaucoup mieux que les éprouvettes à la déperdition de l'eau; mais, par contre, ils ont le grand inconvénient d'interdire presque complètement l'entrée de l'air. Il est vrai que cet inconvénient est peu sensible tant que les Mousses n'ont pas atteint le stade de la pousse feuillée, mais, ce degré de développement réalisé, il devient utile de ménager un canal pour l'entrée de l'air sur les côtés des tubes capuchonnés. Nous avons obtenu ce résultat en glissant latéralement sous l'enveloppe de caoutchouc des tronçons d'allumettes flambées en partie (une par tube); l'air pénètre alors par les méats formés de chaque côté du brin de bois. Malheureusement, ces ouvertures livrent aussi passage aux poussières et à leurs germes, et, comme il existe sous les capuchons une petite chambre pleine d'air humide, les spores des moisissures qui y pénètrent ne tardent pas à germer; leurs filaments finissent par traverser les bouchons et arrivent à l'intérieur des tubes qu'ils contaminent. Beaucoup de cultures se trouvent ainsi perdues, d'où la nécessité de les multiplier, car, somme toute, ce procédé est encore préférable à celui qui consiste à laisser les bouchons nus et à renouveler fréquemment l'eau des cultures. Un bon moyen pour réduire le nombre des infections est de tenir les flacons dans une salle sèche et bien aérée, de flamber de temps en temps les cotons ou de les humecter légèrement avec une solution alcoolique de sublimé corrosif.

D. Conservation des Cultures. — Lorsqu'on a réussi à obtenir une culture pure de Mousses, il peut être intéressant de la conserver en vue de recherches ultérieures. Un bon moyen, à cet effet, est d'immerger complètement la culture dans le liquide nutritif qui l'alimente (enfoncer la lame de papier dans le fond des tubes à essais), puis de fermer les tubes avec de la paraffine ou bien encore avec de la cire à cacheter, après avoir flambé et enfoncé légèrement le bouchon. Les pousses feuillées, s'il en existe, finissent par périr, non sans avoir donné quelques filaments de protonéma adventif, lesquels, avec ceux qui existaient déjà, se multiplient pendant un certain temps.

On obtient donc un lacis verdâtre qu'aucun caractère, à première vue, ne distingue d'une touffe de Confervacées, et qui est susceptible de se conserver pendant de nombreuses années. C'est ainsi que nous avons pu constater qu'un tube datant de sept ans et préparé comme il vient d'être dit renfermait un protonéma parfaitement vivant. Nous retrouvons ici un nouvel exemple de la persistance de la vie sous un état asphyxique, tout à fait comparable à celui que l'on a signalé récemment, relativement à la longévité des levures conservées dans les vins. Certaines levures provenant de vins bouchés, remontant à 1803, étaient encore capables de faire fermenter le glucose en 1912, c'est-à-dire au bout de plus d'un siècle ! (Recherches de Gayon et Dubourg) (1). Mais, qu'il s'agisse de ces levures ou de nos Mousses, elles ne peuvent vivre en anaérobiose complète et doivent leur vie à l'air que laisse lentement passer le bouchon de liège ou le tampon d'ouate paraffinée. Au surplus, cette persistance de l'état protonéma chez les Mousses, sans formation de pousses feuillées, ne manque pas d'intérêt au point de vue des hypothèses que l'on pourrait envisager quant aux liens de parenté de ces végétaux avec des formes inférieures, les Algues par exemple.

---

(1) *Revue de viticulture*, 4 juillet 1912.

CHAPITRE II

GERMINATION DES SPORES ET DÉVELOPPEMENT DES POUSSES FEUILLÉES

I. — LA SPORE

Ensemencement des spores. — Une des grandes difficultés de l'ensemencement des spores est de procéder aseptiquement. En effet, toute tentative pour détruire les germes répandus à la surface des sporogones risque aussi de tuer les spores, surtout lorsqu'on emploie du matériel frais (encore vert) ; quand il est sec, il est plus résistant, mais comme les urnes sont alors généralement ouvertes (sauf chez les Phascacées), il n'est pas possible de les stériliser par des bains. Comme antiseptique, nous avons employé des solutions aqueuses de sublimé à 1/10 000, la concentration de 1/1 000 s'étant en général montrée nocive pour nos espèces. Les sporogones, encore fermés, mais sur le point de s'ouvrir, sont saisis avec des pinces flambées, rapidement plongés dans le liquide stérilisateur, retirés aussitôt, agités dans un peu d'eau stérilisée, puis abandonnés dans ce même liquide pendant une bonne heure pour obtenir un lavage complet de l'antiseptique, vis-à-vis duquel les spores sont en effet extrêmement sensibles. On sait que cette sensibilité des espèces végétales au milieu est parfois prodigieuse. Le *Sterigmatocystis nigra* ne refuse-t-il pas de germer dès que le milieu renferme 1 p. 1 600 000 de nitrate d'argent ou 1 p. 500 000 de bichlorure de mercure ?

Les sporogones ayant été ainsi stérilisés, on peut, soit les introduire dans des tubes aseptiques pour les dessécher et en déterminer la déhiscence (par exception les capsules des Phascacées doivent être ouvertes avec un fil de platine rougi), soit procéder directement à l'ensemencement. Dans le premier cas, la capsule sèche étant ouverte, il n'y a qu'à la secouer directement à l'entrée du vase de culture en ayant soin de la tenir avec une pince flambée. Dans le second cas, on peut écraser le sporogone dans un peu d'eau stérile placée entre deux verres de montre bien flambés et ensemencer à la pipette Pasteur. Mais, pour chaque sporogone, il faut recommencer les stérilisations, et les manipulations un peu longues font courir des risques de contamination. Lorsqu'on ne veut pas obtenir des séries issues d'un même sporogone, il semble préférable d'écraser directement la capsule à l'entrée du tube de culture avec la pince même qui sert à la transporter. Les spores se répandent, on retire la capsule vide et on applique le tampon d'ouate. Puis, en inclinant le vase avec précaution, on amène le liquide en contact avec l'amas des spores, lesquelles sont entraînées sur le substratum quand on redresse le récipient. On peut aussi amener la bande de papier des tubes à essais jusque près de l'ouverture et ensemencer directement les spores sur la partie même du papier où on désire les faire germer.

Malgré la faible concentration de la solution de bichlorure de mercure employée et le temps très réduit laissé à son action, bien des essais demeurent encore infructueux par suite de la mort des spores, tuées par l'antiseptique. Aussi avons-nous souvent adopté une autre technique. Les sporogones, choisis bien mûrs et encore fermés, sont récoltés aussi aseptiquement que possible, de préférence après un jour de pluie, et mis en petit nombre dans des tubes stériles. On ensemence aussitôt rentré au laboratoire.

Pour cette opération, les sporogones, tenus avec une pince flambée, sont soigneusement nettoyés avec un pinceau, dans de l'eau stérile, passés rapidement dans la flamme (une seule fois), ouverts d'un coup de ciseaux (également flambés), puis secoués directement à l'entrée des tubes de culture. Toutes les cultures obtenues de cette façon ne sont pas pures, mais il en est un grand nombre comme on peut s'en assurer par des passages sur des milieux gélosés sucrés qui favorisent le développement de beaucoup de moisissures et de bactéries. Avec quelques bonnes cultures que l'on multiplie ensuite aisément par requipage, on a relativement vite le matériel nécessaire à beaucoup d'expériences ; mais il importe de vérifier de temps en temps sa pureté, car on sait que la présence des germes peut modifier complètement les conditions de la nutrition.

Germination de la spore. — Durée de la germination. — Influence de l'espèce. — Au point de vue de la durée de la germination, on peut distinguer deux types de Mousses : celles qui mettent de deux à six mois pour germer et celles dont les spores germent en quelques jours, dès leur sortie du sporogone. Au premier type appartiennent : *Hypnum velutinum*, *Hypnum purum*, *Polytrichum juniperinum*, *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, etc., et vraisemblablement beaucoup d'espèces dont la maturation des spores a lieu en hiver ou à l'arrière-automne. Le long temps d'arrêt que ces spores doivent subir dans la nature pour attendre des conditions favorables à leur développement peut rendre compte de cette particularité biologique

Au second type (spores à germination immédiate) se rattachent la plupart des espèces mûrissant leurs spores au printemps : *Phascum cuspidatum* (champs), *Dicranella heteromalla* (rochers), *Grimmia pulvinata* (murs), *Orthotrichum pumilum*, *O. obtusifolium* (tronc des arbres), *Funaria hygrometrica*, *Bartramia pomiformis*, etc.

Ces Mousses, favorisées par les chaudes ondées printanières, allongent rapidement leur protonémas et leurs pousses feuillées, comme si elles se hâtaient d'accomplir leur développement avant de subir les atteintes de la sécheresse de l'été. C'est ainsi que *Bartramia pomiformis* germe en 30 jours, *Barbula ruralis* en 25 jours, *Grimmia pulvinata* en 8 jours, *Funaria hygrometrica* en 4 jours (température de 15°-18°, en avril-mai).

Par contre, les espèces suivantes, dans les mêmes conditions d'expériences, mirent plusieurs mois à germer : *Hypnum purum*, du 22 décembre au 15 mars ; *Polytrichum juniperinum*, du 20 décembre au 10 mai ; *Atrichum undulatum*, du 24 décembre au 10 mars ; *Brachythecium rutabulum*, du 25 février au 22 avril.

Influence du degré de maturité des spores. — Toutes les durées qui viennent d'être indiquées sont des minima et l'on observe parfois d'importantes différences dans le temps nécessaire à la germination, entre les spores d'une même espèce mais provenant de sporogones distincts. C'est ainsi que certaines germinations ont mis de 4 à 8 semaines à s'effectuer, quand d'autres spores de la même espèce, placées dans des conditions identiques, ont germé en 8 jours. A moins d'admettre la possibilité de variations considérables dans la précocité, d'un sporogone à l'autre, ce qui n'est guère probable, surtout pour les fructifications appartenant à une même plante, ces différences ne peuvent guère s'expliquer que par la considération d'un inégal degré de maturité des spores. Cette maturité, dans la plupart des cas, s'effectue en effet très lentement, et tel sporogone qui paraît mûr mettrait peut-être encore un ou deux mois à s'ouvrir (observations sur *Barbula muralis*). On comprend donc que l'on puisse avoir à noter des temps de germination très inégaux quand on sème des spores de capsules différentes, organes dont on ne peut juger de la maturité qu'approximativement, puisque, pour les besoins de la stérilisation, on doit les recueillir avant qu'ils soient ouverts.

Dans tous les cas, le temps employé à la germination, dans des conditions déterminées, s'est toujours trouvé inférieur pour les spores s'échappant naturellement des sporogones ouverts que pour celles qui ont été récoltées avant la déhiscence. D'ailleurs, si celles-ci sont trop jeunes, elles ne germent pas, bien qu'elles puissent paraître bien constituées à l'examen microscopique.

Si l'on compare maintenant, entre elles, les spores d'un même sporogone, on voit qu'elles germent sensiblement toutes en même temps, à la condition toutefois qu'elles soient également éclairées et humectées. Le nombre de celles qui ne germent pas est toujours très restreint.

ACTION DE LA LUMIÈRE. — Une lumière convenable, une bonne aération favorisent la germination. A l'obscurité complète, le développement de la spore, bien qu'encore possible comme nous l'avons constaté, est plus lent à se produire qu'à la lumière. C'est qu'en effet, pendant leur germination, les spores de Mousses s'enrichissent beaucoup en chlorophylle. Leur teinte d'abord vert pâle — celle-ci parfois entièrement masquée par la couleur jaune ou noirâtre de l'enveloppe — devient progressivement d'un vert émeraude très intense. En même temps, le volume s'accroît considérablement. Le diamètre doublant, triplant même, on voit que la spore, quand elle va s'ouvrir, peut être devenue de huit à vingt-sept fois plus grosse qu'au début. Non seulement ses corpuscules chlorophylliens se sont organisés et développés, mais ils se sont activement multipliés et remplissent maintenant à peu près toute la cellule.

Pour hâter la germination, il convient donc d'éclairer le plus possible les spores, sans les exposer toutefois à l'action directe du soleil, qui ne manquerait pas de les détruire. Ayant semé des spores de *Funaria hygrometrica* sur les deux côtés d'une plaque de porcelaine renfermée dans un tube à essais et placée face à une fenêtre, les spores qui se trouvèrent sur la face la moins éclairée germèrent huit jours plus tard que celles du côté opposé. Ce retard fut de dix jours pour des spores de la même espèce et germant dans une complète obscurité.

Action de l'eau. — Plus le substratum sur lequel les spores sont mises à germer est humide, plus la germination est rapide. Pour s'en rendre compte, il suffit de suivre la marche du phénomène de germination le long d'une bande de papier-filtre plongeant par sa base dans le liquide nutritif d'un tube à essais. C'est au voisinage du liquide que commence toujours le verdissement des spores, et celui-ci s'étend de proche en proche vers le haut du tube. Quant aux spores immergées, elles germent après celles qui sont exposées à l'air ; les phénomènes internes de la germination de la spore comportent donc manifestement des oxydations. La profondeur de l'immersion, du moins dans nos tubes à essais, ne semble pas avoir d'influence bien marquée sur la durée de la germination, car celle-ci est sensiblement la même pour toutes les spores plongées dans le liquide. Cependant celles qui sont au fond des tubes sont vite arrêtées dans leur développement, gênées qu'elles sont par les dépôts salins qui les entourent.

Maturation des spores. — Les traités de Botanique nous apprennent qu'une graine est incomplètement mûre quand, mise dans de bonnes conditions de germination, elle passe un certain temps de repos sans changements appréciables. On comprend combien cette définition est vague, surtout quand on s'en tient aux changements morphologiques les plus apparents. Telle graine qui semble au repos accomplit en effet dans son organisation interne des changements très importants ; aussi vaudrait-il peut-être mieux renoncer à ces expressions de graines mûres et non mûres, qui, le plus souvent, ne correspondent qu'à des durées différentes dans la germination, sans qu'il existe de différences notables dans le mode de développement. Quoi qu'il en soit, comme beaucoup de Botanistes considèrent les spores de Mousses comme mûres à leur sortie du sporogone, il convient de faire remarquer que les spores de *Polytrichum juniperinum*, de *Brachythecium rutabulum*, d'*Hypnum purum*, d'*Atrichum undulatum*, etc., mériteraient plutôt l'épithète de non mûres, puisqu'elles ne commencent à verdir qu'au bout de deux et trois mois et plus, bien que toutes les conditions nécessaires à leur germination : chaleur, humidité, aération et même lumière, soient réalisées.

Cependant il convient de signaler que leur grossissement commence bien avant leur changement de coloration et souvent peu après leur ensemencement. En outre, il est à noter qu'une longue conservation des spores dans un milieu sec, à leur sortie du sporogone ne diminue point le temps nécessaire à leur germination. Aussi des spores de *Phascum cuspidatum* récoltées en février ont mis le même temps à germer, toutes conditions égales d'ailleurs, qu'elles aient été semées en février, mars, mai ou août. Il ne s'exercerait donc pas en cette occasion d'influence saisonnière et une certaine humidité serait nécessaire à la maturation définitive des spores.

Ouverture de la spore. — L'ouverture des spores se fait de différentes façons, suivant les espèces, et peut servir à les caractériser. On sait que l'enveloppe de la spore comprend deux membranes : l'une, externe, dure, cutinisée, souvent rugueuse, l'exospore ; l'autre, interne, cellulosique, extensible, l'endospore. Chez *Phascum cuspidatum*, *Bartramia pomiformis*, l'exospore est épaisse, noirâtre, couverte de mamelons arrondis, particulièrement gros chez *Bartramia* (fig. 1, 2) ; chez *Amblistegium riparium*, *Barbula muralis*, *Tortula ruralis*, *Hypnum purum*, *Polytrichum jūniperinum*, *Dicranella heteromalla*, *Bryum cæspiticium*, *Funaria hygrometrica*, etc., elle est mince, de couleur rousse, plus ou moins lisse ou finement granuleuse (fig. 1, *8*).

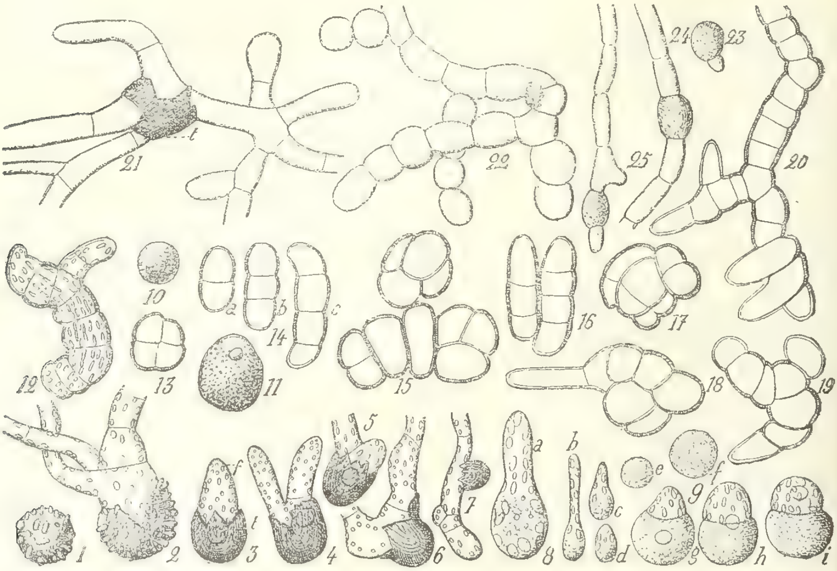


Fig. 1. — Germination de la spore. — 1-2, *Bartramia pomiformis*, gr. 250 ; 3-7, *Phascum cuspidatum : n*, noyau ; *t*, tégument peu extensible et déchiré en étoile ; *f*, filament initial du protonéma, simple ou double ; 3-6, au grossissement de 350 ; 7, au gr. 150 ; 8, *Funaria hygrometrica : a*, spore germant (les vestiges de l'exospore disloquée en pointillé), gr. 600 ; *b, c, d*, au gr. 250 ; 9, *e, f, g, h, i*, *Barbula muralis*, gr. 550 ; 10-20, *Orthotrichum obtusifolium* (les parties brunes des membranes, en hachures) ; 10, spore non germée ; 11, spore qui s'est très accrue pendant la germination et qui se cloisonnera en différents sens, comme en 13, 17, 18 ; 14, spore se développant en deux sens opposés ; 15-16, action de l'espace disponible sur les premiers stades de la germination ; 19-20, ramification des filaments d'*Orthotrichum*, gr. 250 ; 23-25, *Amblistegium riparium*, gr. 200 ; 21, protonéma de *Phascum cuspidatum*, gr. 350 ; 22, *Tortula montana*, gr. 250.

Tantôt l'exospore, très rigide (*Phascum cuspidatum*, *Dicranella heteromalla*, *Bartramia pomiformis*), éclate en étoile et laisse passer un filament conique, large à la base (fig. 1, *3*) (chez *Bartramia*, l'ouverture est ordinairement limitée par une couronne de tubercules particulièrement serrés les uns contre les autres) ; tantôt elle s'amincit progressivement en un point déterminé, véritable pore germinatif qui livre passage à un tube étroit à la base (*Mnium undulatum*, *Funaria hygrometrica* — le jeune filament est alors formé d'une succession de cellules ellipsoïdes) ; cependant la membrane interne n'est jamais renflée là où s'opérera la sortie du filament comme dans les grains de pollen des Phanérogames — ; tantôt encore elle se laisse plus ou moins étirer avant de se rompre. Ici plusieurs cas sont à distinguer : 1° Dans *Tortula ruralis*, *Tortula montana*, *Amblistegium riparium*, *Hypnum purum*, *Atrichum undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, par exemple, l'exospore suit le développement de la spore dans son grossissement. Celui-ci pouvant devenir 8-27 fois plus grand, comme nous l'avons constaté facilement par les variations du diamètre, la surface peut doubler, tripler même par un étirement qui rend l'exospore uniformément mince et translucide. Au moment de la déhiscence, cette membrane cède de toutes parts et ne forme plus qu'un vestige disloqué, peu apparent, légèrement jaunâtre, qui finit par se détacher de la spore. Celle-ci ne se distingue plus alors des autres cellules du premier filament du protonéma que par sa position terminale ou bien par une forme plus arrondie que celle des cellules voisines, lorsqu'il lui arrive de donner deux filaments diamétralement opposés ; 2° Chez *Orthotrichum pumilum*, *O. obtusifolium*, la spore, après avoir grossi d'une façon uniforme, perd la forme sphérique, s'allonge dans deux directions opposées, devient ellipsoïde et se cloisonne une, deux, trois fois, perpendiculairement à sa plus grande dimension (fig. 1, *14*). Pendant ce temps, l'exospore très épaisse, mais cependant élastique, suit le mouvement d'accroissement et finit par recouvrir d'un fourreau rouge brun, 2-5 cellules placées bout à bout. Enfin, ce fourreau cède vers une ou deux de ses extrémités et l'endospore s'allonge en une membrane incolore pour former un filament de protonéma (fig. 1, *12*) ; 3° Dans ces mêmes espèces et quelques espèces voisines, la spore, au lieu de s'allonger, dès le début, en un filament, peut, dans certains cas, grossir en conservant la forme arrondie. Lorsqu'elle a atteint une forte taille, elle se cloisonne en quatre quadrants, recouverts par conséquent de l'exospore, et celle-ci ne se rompt que sous la poussée des filaments issus des divisions de la spore (fig. 1, *13*, *15*, *17*, *18*).

B. LE PROTONÉMA

Premières formations du protonéma. — LE FILAMENT PRINCIPAL. — Le filament principal du protonéma effectue sa sortie à travers l'exospore par une action généralement mécanique qui se manifeste, comme nous le savons, par une déchirure ou par une dislocation complète de la paroi ; mais, lorsque celle-ci ne s'ouvre qu'en un point et sans fragmentation, on peut admettre qu'il se produit dans ce cas une sorte de digestion ménagée du tégument externe de la spore. Ce premier filament est de forme assez variable : 1° Le plus souvent, il est allongé en un tube étroit divisé en cellules de trois à cinq fois plus longues que larges, cylindriques (*Hypnum purum*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum juniperinum*, etc.) ou légèrement ellipsoïdes (*Amblistegium*). Il est à remarquer que la forme ellipsoïde est surtout fréquente chez les espèces dont les spores présentent comme un pore germinatif (fig. 1, *24* et *25*).

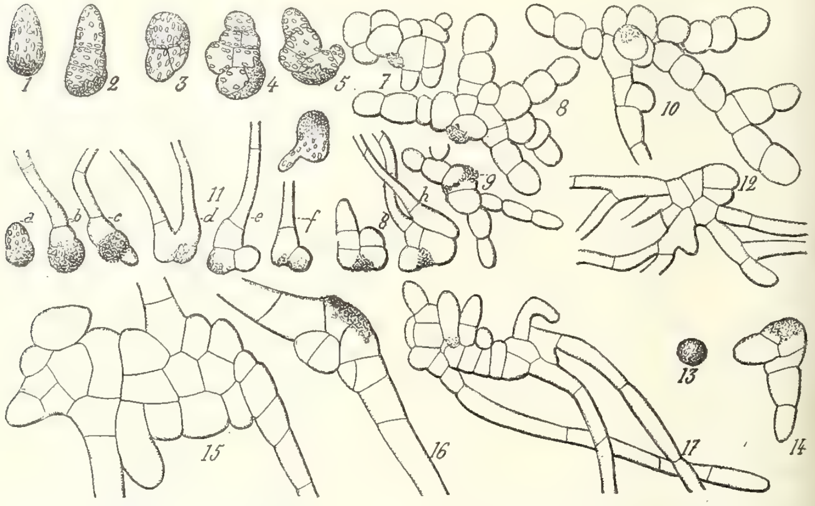


Fig. 2. — Germination des Mousses. — 1-10, *Dicranella heteromalla*, gr. 260 ; 11-12, *Tortula muralis* (*a-i*), gr. 250 ; 13-17, *Brachythecium rutabulum*, gr. 250 et 120.

2° Chez certaines espèces, les cellules sont généralement aussi larges et parfois même plus larges que longues (la longueur étant comptée dans la direction de l'axe du filament), exemple : *Dicranella heteromalla*, *Barbula muralis*, *Grimmia pulvinata*. 3° Chez *Orthotrichum pumilum*, *O. obtusifolium*, les premières cellules du filament sont, comme on le sait, recouvertes d'une membrane épaisse, brunâtre, qui les recouvre comme d'une gaine. Elles sont cylindriques, légèrement ovoïdes, aussi larges que longues et cutinisent très rapidement leurs parois (fig. 1, *12-20*). 4° Chez *Atrichum* sp.? les cellules du protonéma sont nettement sphériques et réunies en grains de chapelets (fig. 2, *8-10*). 5° Enfin, chez quelques espèces (*Brachythecium rutabulum*, *Dicranella heteromalla*, *Orthotrichum obtusifolium*), il commence, très souvent, par se former un petit massif cellulaire d'où partent ensuite des filaments aux cellules allongées et cylindriques (fig. 2). Des degrés de développement très divers peuvent être constatés dans la formation de ce thalle qui coexiste généralement avec les formes filamenteuses ordinaires. C'est chez *Brachythecium rutabulum* que nous avons observé le thalle compact le plus développé : il comprenait (fig. 2, *13-15*) une vingtaine de cellules formant une lame aplatie d'où s'échappaient trois filaments à cellules courtes et massives. Dans la même culture, se trouvaient aussi des thalles ne comprenant qu'un petit nombre d'éléments cellulaires, et l'on pouvait voir tous les intermédiaires entre la forme extrême que nous venons de signaler et les formes uniquement filamenteuses. La figure 2 montre l'ordre et la direction des cloisonnements. Il est certaines espèces, comme *Dicranella heteromalla* et *Barbula muralis*, dont le petit massif cellulaire initial ne dépasse jamais 3 - 5 cellules. L'arrangement de ces cellules dépend essentiellement des qualités de l'exospore et de son mode d'ouverture. Lorsque l'exospore est extensible, comme chez *Dicranella heteromalla*, la spore grossit en restant à peu près semblable à elle-même, et les cloisonnements se font en tous sens. Au contraire, si l'exospore est peu élastique, le contenu de la spore, pour s'accroître, doit s'échapper par une ouverture plus ou moins grande, et la hernie ainsi formée se cloisonne suivant des directions spéciales. Ainsi, chez *Barbula muralis*, par deux cloisonnements, l'un parallèle et l'autre perpendiculaire à l'ouverture de la spore, on obtient fréquemment un groupe cellulaire en as de trèfle (fig. 2, *11*) ; si le premier cloisonnement seul s'effectue, on a deux cellules arrondies placées bout à bout, formant un ensemble pyriforme (*b*) ; enfin, dans certains cas, on a un premier cloisonnement à l'intérieur de la spore, et chacune des cellules se divise ensuite comme dans le cas précédent (*g*, *h*). 6° Dans les exemples qui précèdent, les thalles sont compacts, mais ils peuvent aussi être plus ou moins dissociés, comme chez *Orthotrichum obtusifolium*, *Atrichum* sp. ? ; ils sont alors formés de filaments courts, massifs, enchevêtrés les uns dans les autres ou pelotonnés (fig. 1, *19*).

Il est à remarquer que les espèces qui donnent des lames foliacées ou des thalles plus ou moins compacts, sont précisément celles qui ont le plus à se garantir contre la lumière et la sécheresse : mousses des arbres, des murs, des rochers, etc., et l'on a sans doute devant soi des formes d'adaptation résultant de l'action du milieu. Nous verrons du reste ultérieurement qu'il est possible d'agir sur la forme et l'étendue de ces thalles, et de les ramener plus ou moins complètement vers la forme filamenteuse primordiale. Nous savons aussi que dans les germinations ils sont toujours associés à un nombre plus ou moins grand de formes simples sans massif cellulaire initial, et dès maintenant nous pouvons faire connaître qu'une diminution dans l'éclairement des cultures augmente la proportion de ces germinations à productions uniquement filamenteuses.

Nombre de filaments issus de la spore. — Le nombre des filaments issus de la spore est en relation avec l'étendue de l'espace libre dont elle dispose, avec la nutrition, la lumière, et surtout avec les qualités de résistance de l'exospore. Lorsque la spore fait partie d'un groupe d'organes semblables, qu'elle n'est bien éclairée que dans une seule direction, que la nourriture, l'eau, sont peu abondantes, on ne voit généralement apparaître qu'un seul filament situé du côté le plus éclairé. Ce filament chemine, dirigé par le chimiotactisme de la nutrition et par un phototropisme positif (l'une ou l'autre de ces actions étant prépondérante — voir Cultures sur gélose) ; il s'avance ainsi sans se ramifier ou en ne donnant que de courts rameaux, jusqu'à ce qu'il trouve réunies les conditions d'un bon développement (lumière, nourriture, etc.). A ce moment, il se ramifie abondamment et couvre le substratum d'un lacis verdâtre ; quant à la file de cellules qui va de ce lacis à la spore, elle finit par périr si elle se trouve placée dans des conditions trop défavorables, sinon, par un courant inverse de la nutrition, elle reçoit à son tour les éléments nutritifs des parties du protonéma mieux situées, et son activité se manifeste à nouveau par la production de ramifications plus ou moins développées.

Si la formation d'un thalle compact nous a précédemment paru liée à la lutte contre la dessiccation et une radiation trop intense, celle d'un filament allongé (développement rapide pendant quelques jours de pluie dans la nature), peut en certains cas paraître comme un moyen plus efficace encore d'échapper à la destruction. En effet, la plante, fuyant des conditions mauvaises d'exposition ou de nutrition, finit presque toujours par atteindre, par l'allongement du filament primordial, la petite dépression du substratum, l'abri fourni par une autre plante, le petit interstice commode, en un mot l'emplacement où il lui sera possible de se développer avantageusement, quitte à abandonner au dépérissement les parties de son organisme défectueusement placées. Nous retrouvons ici, dans le chapitre de la lutte pour la vie, des modes de résistance comparables à ceux que l'on observe chez les animaux. Si les uns résistent directement à leurs ennemis par la force ou par différents moyens de protection, c'est en cherchant un asile ou par la fuite que d'autres leur échappent, et non moins sûrement.

Supposons, maintenant, que nous ayons une spore complètement immergée dans le liquide nutritif et adhérente au papier de l'un de nos tubes à essais, préparés comme il a été dit. Ici, l'eau est abondante et l'aliment uniformément réparti en tous sens. Dans ce cas, l'ouverture de la spore a lieu du côté du maximum d'incidence de la lumière et il sort généralement de la spore plusieurs filaments de formations successives. Soit une spore de *Phascum cuspidatum*. Elle s'ouvre, comme on le sait, par une fente en étoile.

On a ainsi un premier filament (fig. 1, *3*, page 128); tandis qu'il s'allonge vers l'intérieur du tube à essai, du côté le plus éclairé, un second filament prend naissance latéralement par un deuxième bourgeonnement de la spore, et l'exospore s'ouvre davantage pour en permettre la sortie (fig. 1, *4*). On a alors deux filaments très voisins l'un de l'autre, contigus même, par suite de la compression exercée sur eux par les parois épaisses et élastiques du tégument externe de la spore. Dans les espèces où ce tégument se distend, se fragmente en menus morceaux

(*Hypnum purum*, *Amblistegium riparium*, etc.), le second filament est souvent assez écarté du premier. Après ce deuxième filament, la cellule de la spore peut en produire un troisième, un quatrième même, par un processus identique. En outre, les cellules de la base de ces filaments peuvent bourgeonner à leur tour, et il ne tarde pas à se former une houppe de filaments dont les ramifications latérales s'étendent de tous côtés, comme les branches d'un arbre, mais dont les axes principaux sont toujours dirigés dans le sens du plus grand éclairement. Ces houppes, dont la densité paraît voisine de celle du liquide nutritif, se tiennent en équilibre en travers du tube de culture et se montrent presque insensibles à l'action du géotropisme. Cependant, si l'on examine une touffe grandie au fond du tube, on voit qu'elle s'élève vers le haut, par conséquent dans le sens opposé à celui où s'exerce l'action de la pesanteur, bien qu'on ait pris soin d'obtenir le maximum d'éclairement vers la base du tube, en l'entourant, sur les côtés, d'une bande de papier noir. Ici, l'action du géotropisme domine celle de l'héliotropisme, à moins que d'autres causes, un soulèvement par les gaz dégagés, par exemple, n'interviennent d'une façon prépondérante, ce qui ne paraît pas probable.

En définitive, la plante se dispose de façon à utiliser le plus complètement possible l'espace environnant, et, si les effets de l'héliotropisme ou du géotropisme semblent diminuer dans les ramifications latérales, il suffit de supprimer les axes pour les rendre nettement apparents (expérience facile à réaliser avec des cultures sur porcelaine).

Lorsque la spore germe sur du papier humide (partie non immergée de nos tubes à essais), le nombre des filaments issus de la spore est moins grand que lorsque la germination a lieu dans l'eau, et le phénomène présente quelques particularités tenant à ce que les conditions de la nutrition ne sont pas égales en tous sens et que les téguments de la spore sont alors moins ramollis. Si l'exospore est dure (*Phascum cuspidatum*), les filaments initiaux ne s'échappent que d'un seul côté, le plus souvent vers la base du tube (côté le plus humide) ; au contraire, si ce tégument est peu résistant, étiré et très mince (*Amblistegium*, *Funaria*, *Hypnum*, etc.), on a généralement deux filaments, naissant en des points opposés de la spore; leur direction commune, au début de la germination, est fréquemment parallèle aux génératrices du tube cylindrique servant à la culture (action des raies lumineuses du verre, combinée à l'action de la pesanteur ?). Dans ce cas, les débris du tégument sont rejetés sur le côté de la spore, sont peu visibles, et finissent rapidement par s'en détacher complètement.

Chez *Phascum cuspidatum*, *Bartramia pomiformis* (exospore dure), il n'en est pas ainsi; le tégument limite l'accroissement d'un côté et subsiste comme une calotte noire, coriace, aussi distincte, aussi colorée au bout de plusieurs mois de végétation qu'au début de la germination. De semblables vestiges peuvent donc fournir des caractères très nets pour la détermination des protonémas (fig. 1, page 128).

Que les premiers filaments s'échappent de la spore, d'un seul côté ou dans deux directions opposées, leur ramification est telle qu'au bout d'un certain temps le protonéma issu d'une spore unique et bien isolée constitue une petite tache circulaire qui va s'accroissant à la surface du substratum, en restant semblable à elle-même. Ici encore, il semble bien qu'à certains stades du développement, le facteur nutrition peut prédominer sur le facteur lumière pour la détermination du sens de l'accroissement. Cependant, il faut reconnaître que les filaments primordiaux du protonéma s'allongent, dans ce cas, comme toujours, dans le sens du plus grand éclairement; ce sont les rameaux latéraux seulement qui se disposent de divers côtés pour l'utilisation la meilleure de tout l'espace environnant.

Quand plusieurs spores germent côte à côte, en masse, leurs protonémas s'entrelacent, se disposent de façon à recouvrir une étendue plus ou moins circulaire, comme dans le cas d'une seule spore, étendue qui s'accroît régulièrement sur tout son pourtour, par suite de la ramification des terminaisons des filaments primordiaux, lesquels demeurent simples, en forme de longs tubes étroits, tant qu'ils sont groupés en masse (action de la faible intensité de la lumière).

Si l'influence de la nutrition se manifeste dans la ramification, comme nous venons de le voir, elle agit aussi concurremment avec la lumière, dans la détermination du point d'ouverture de la spore. Ainsi, supposons que celle-ci repose sur le papier humide d'un tube à essais ou d'un vase de Pétri, et que l'on s'arrange pour que le maximum de lumière corresponde au pôle opposé à celui qui touche à ce substratum (rayons lumineux, perpendiculaires au substratum). Si la lumière agissait seule, le filament sortirait « en l'air », au pôle le plus éclairé, mais il n'en est pas ainsi, et la sortie du filament s'opère toujours latéralement, de sorte que le protonéma prend aussitôt contact avec le substratum humide qui doit le nourrir. La cause de ce fait ne doit évidemment pas être recherchée dans un finalisme utilitaire, et il semble qu'il faille faire intervenir l'inégale répartition de l'eau dans le tégument externe de la spore, et par suite, l'inégale résistance de ce tégument en ses différentes parties : il céderait donc plus facilement dans les points voisins du substratum, en raison de ce qu'il est plus humecté et moins solide en cet endroit qu'ailleurs.

Évolution générale du protonéma. — Le développement du protonéma conduisant à la pousse feuillée s'effectue en deux temps (germination sur un substratum humide). Dans le premier temps, celui dont nous venons de nous occuper, le protonéma s'étend seulement à la surface du substratum, sous la forme d'une tache verte plus ou moins arrondie, s'agrandissant régulièrement à la périphérie. Dans nos expériences, cette première phase a eu une durée minimum de trois semaines ; elle est plus longue chez les espèces à germination lente que chez celles qui germent rapidement ; sa durée augmente aussi lorsque la lumière ou la chaleur diminuent et lorsque l'eau est trop abondante.

Dans un deuxième temps du développement, les filaments rampants du protonéma, ayant couvert un espace plus ou moins grand autour de la spore, émettent des filaments dressés, perpendiculaires au substratum (en lumière uniforme), que nous désignerons sous le nom de *protonéma dressé*. Quant aux rhizoïdes, ils apparaissent plus ou moins tard, parfois même avant les pousses feuillées, et leur formation ne constitue pas, dans l'évolution du protonéma, un temps aussi distinct que les deux précédents.

Allongement et cloisonnement des filaments. — Les filaments issus de la spore ou du massif cellulaire primordial qui en résulte, s'accroissent indéfiniment à leur extrémité par la division d'une cellule terminale de même forme que les suivantes et généralement arrondie à la pointe ; celle-ci est rarement aiguë. Les cloisonnements s'effectuent à des intervalles sensiblement égaux, par des parois qui sont, à l'origine, généralement perpendiculaires à la surface du filament. Ce n'est qu'ultérieurement que ces parois deviennent plus ou moins obliques et cessent d'être parallèles les unes aux autres. Leur divergence est parfois telle qu'elles arrivent à prendre des inclinaisons opposées, réciproquement perpendiculaires (fig. 3, *1*, page 140). Assez fréquemment, on observe aussi des cloisons transversales offrant une double courbure lorsqu'elles sont vues de profil (fig. 3, *2*). Cet aspect est dû à ce qu'elles sont tordues, gauchies par un inégal allongement des différentes génératrices de la surface cylindrique des filaments ; elles étaient en effet planes à l'origine. On peut se rendre compte de leur forme réelle, en tordant entre les doigts un disque de caoutchouc par un mouvement hélicoïdal, ou bien en mettant au point, à différentes profondeurs, une préparation microscopique *ad hoc*, examinée avec un fort objectif. En traçant chaque fois le profil de la cloison, à la chambre claire, on arrive, par la superposition des différents tracés, à la représentation exacte de toute la surface de la paroi, qui, dans son ensemble, est bien tordue en 8. Ces observations se font commodément sur les vieux filaments ou sur les rhizoïdes, car l'on n'est pas gêné par l'abondance des corps chlorophylliens ; d'autre part, il convient de remarquer que les cloisons à double courbure, ou en semelle de soulier, suivant l'expression des auteurs allemands, sont d'autant plus rares que les filaments du protonéma sont plus jeunes ; aussi peut-on trouver tous les intermédiaires entre la cloison plane, au profil rectiligne, et la cloison sinueuse que nous venons de décrire, le gauchissement des surfaces s'effectuant d'une manière progressive.

Si nous avons multiplié les observations sur le cloisonnement du protonéma, c'est qu'il s'agit d'une question sur laquelle des opinions diverses ont été émises. On connaît, d'ailleurs, la théorie de Müller-Thurgau (1). Les cloisons naîtraient obliquement dans la cellule terminale des filaments et seraient inclinées les unes sur les autres, de façon à répéter à distance, le long du protonéma, le mode de cloisonnement de la cellule pyramidale initiale des pousses feuillées des Muscinées. Déjà mise en doute par Gœbel (2), cette théorie est donc bien inexacte. En effet, il est certain que les cloisons naissent normalement aux parois; il en est bien toujours ainsi pour les protonémas dressés et rampants, et très souvent même pour les rhizoïdes; d'autre part, l'on n'observe pas dans l'obliquité des cloisons l'alternance indiquée par l'auteur allemand. Pour cela, il faudrait que les cloisons fussent parallèles entre elles de 3 en 3, ce qui demeure une rare exception. L'explication qu'on peut donner de l'erreur de Müller-Thurgau est que cet auteur a dû faire porter ses observations principalement sur les protonémas adventifs issus de la base des pousses feuillées. Ces filaments, en effet, ne présentent généralement que des cloisons obliques; mais il n'en est pas ainsi, comme nous le savons, pour le protonéma fondamental, issu de la spore, dont les cloisons transversales sont originellement perpendiculaires à l'axe des filaments, et gardent souvent cette orientation dans la suite.

Le protonéma rampant. — SA RAMIFICATION LATÉRALE. — Nous savons que les premiers filaments d'un protonéma, croissant sur un substratum humide, commencent à se ramifier en surface, pour constituer le protonéma rampant, puis en hauteur, pour former le protonéma dressé, et enfin en profondeur, pour donner les rhizoïdes, destinés à fixer et à alimenter les jeunes pousses feuillées. Les rhizoïdes peuvent cependant apparaître beaucoup plus tôt, surtout chez les espèces les plus exposées à la dessiccation. Nous étudierons successivement ces différentes formations.

Un filament qui sort de la spore acquiert d'abord une certaine longueur, sous la forme d'un simple tube, puis il se ramifie plus ou moins à sa droite et à sa gauche, d'une façon progressive et centrifuge, c'est-à-dire de la spore vers la région terminale. La ramification peut, à la limite, commencer à la spore même, laquelle ne se distingue plus physiologiquement des autres cellules du protonéma quand la germination est terminée. Lorsque les conditions de nutrition et d'éclairement sont uniformes le long du filament primordial, celui-ci se ramifie régulièrement, ainsi qu'il vient d'être dit, mais si cette uniformité n'est pas réalisée, la ramification paraît se faire sans ordre. C'est ainsi qu'on peut la voir commencer, par exemple, vers le milieu d'un filament et s'étendre ensuite dans deux directions opposées, ou bien n'intéresser qu'un seul côté du filament, sur un certain trajet, puis passer tout à coup de l'autre côté, etc. Par contre, nous avons remarqué des palmettes d'un équilibre parfait, dans des germinations effectuées sur porcelaine, vraisemblablement par suite de l'action d'un milieu très homogène en tous sens.

---

(1) MÜLLER-THURGAU, Die sporenvorkeime und Zweigworkeime der Laubmoose, in Sachs (*Arbeiten a. d. botan. Institut zu Würzburg*, I, p. 477).

(2) K. GOEBEL, Organographie der Pflanzen, II Teil, I Heft, Bryophyten, p. 341, 1898.

La ramification dépend donc essentiellement de l'état du milieu où elle s'effectue. Le pouvoir de se prolonger en un rameau appartient à toutes les cellules du protonéma, et elles le conservent pendant toute la durée de leur existence ; cependant quelques-unes d'entre elles seulement entrent en action et la production des rameaux cesse dès que l'espace avoisinant les filaments est suffisamment occupé.

Mais voyons comment prennent naissance ces ramifications. Nous distinguerons plusieurs types :

1° *La ramification naît sous la forme d'une protubérance latérale à la cellule-mère, qui ne se cloisonne pas intérieurement.* C'est le cas le plus fréquent (*Hypnum purum*, *H. velutinum*, *Amblistegium riparium*, *Funaria hygrometrica*, etc.). Le mamelon initial apparaît généralement au delà du milieu de la longueur de la cellule, c'est-à-dire vers l'extrémité qui est la plus éloignée de la spore (bout périphérique), mais il peut aussi se former au bout opposé ou encore vers le milieu (plus rarement), (fig. 3, *4*, *a*, *b*, *c*). Dans ce dernier cas, il n'est pas rare d'avoir deux prolongements placés en croix (fig. 3, *6*). Lorsque deux cellules voisines se ramifient de part et d'autre de leur cloison moyenne, on obtient une figure rappelant curieusement, à première vue (fig. 3, *5*), le mode de ramification de certaines Cyanophycées (*Scytonema*, par exemple). Il est aussi à remarquer que l'on trouve toujours un noyau vers l'extrémité externe des protubérances initiales. Celles-ci s'allongent, se cloisonnent transversalement vers la base pour former la cellule terminale d'un rameau qui se développera ensuite comme le filament dont il est issu. Cette cloison de la base du jeune rameau referme d'ordinaire exactement l'ouverture de la cellule-mère, mais elle peut aussi se former plus extérieurement et la cellule-mère demeure légèrement ramifiée par la présence d'une ou de plusieurs tubulures latérales (fig. 3, *6*). Les rameaux naissent normalement à l'axe des filaments qui les portent et les angles aigus qu'on peut observer à leur insertion proviennent de modifications subséquentes, dépendant de la radiation ou de la nutrition. Cette remarque s'applique à toutes les ramifications du protonéma.

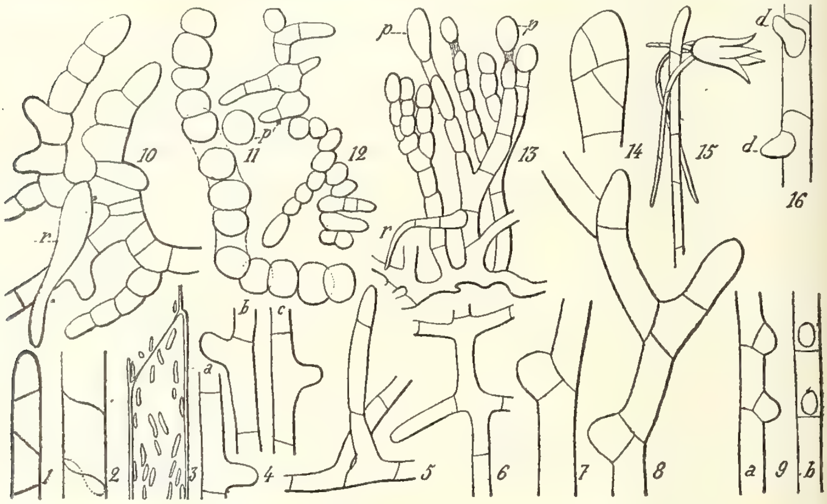


Fig. 3. — 1, obliquité successive des cloisonnements vers l'extrémité d'un filament protonémique, d'après Müller-Thurgau ; 2, aspect des cloisons à double courbure, vues de profil ; 3, un vieux filament de protonéma, aux membranes brunies, avec ses grains de chlorophylle allongés (*Phascum cuspidatum*) gr. 600 ; 4-9, différents modes de ramification des filaments ; 10-12, *Orthotrichum obtusifolium* ; *r*, rhizoïde ; *p*, propagules ; gr. 280 et 140 ; 13, *Pogonatum nanum*, gr. 150 ; 14, cloisonnement longitudinal (anormal), à l'extrémité d'un filament ; 15, jeune pousse feuillée qui s'est développée à l'extrémité d'un filament de protonéma dressé (*Phascum cuspidatum*, cultures serrées) ; 16, *d*, bourgeons dormants (*Phascum*).

2° *La ramification naît aussi sous la forme d'une protubérance* *latérale, mais la cellule-mère se cloisonne à son intérieur*. Ce mode de ramification prédomine chez *Phascum cuspidatum* et *Atrichum undulatum* où l'on trouve cependant quelques exemples du processus précédent. Dans ce cas, le mamelon initial du rameau se forme toujours vers le bout périphérique de la cellule-mère et il s'en détache par une cloison courbe à convexité interne qui part de la surface du filament pour aboutir à la paroi transversale la plus voisine de la cellule-mère (fig. 3, *9*). Cette insertion avec la paroi transversale peut avoir lieu plus ou moins vers l'extérieur et, à la limite, on a une cloison en verre de montre limitant la base de la protubérance, ébauche du jeune rameau. Cette disposition est très fréquente chez les vieux filaments aux parois brunies et souvent couverts par endroits de *bourgeons dormants* (fig. 3, *16*).

Ceux-ci apparaissent comme des ampoules verdâtres, à nombreux grains chlorophylliens très petits, limitées par des membranes claires, légèrement teintées de jaune et se détachant par conséquent très nettement sur le reste du filament, lequel est fortement coloré en rouge brique. Par suite d'étirements dans les membranes, à la base des bourgeons, il peut aussi se produire un déplacement relatif des différentes cloisons, et celle qui divise transversalement le filament vient parfois se placer vers le milieu de la convexité interne du bourgeon, de sorte qu'on pourrait faussement la croire de formation secondaire (fig. 3, *9*, *a*).

3° *La ramification est formée par le prolongement direct d'une cellule du filament*. Il en est toujours ainsi lorsque les cellules du protonéma sont courtement cylindriques (*Orthotrichum pumilum*) ou ovoïdes (*Atrichum* sp.). Le thalle paraît alors formé de tronçons sympodiques comme celui d'un *Plectonema* (Cyanophycée) (fig. 3, *7*, *8*, *10*, *12*). Lorsque deux ou trois cellules successives se prolongent latéralement dans la même direction, on peut avoir un petit massif cellulaire plan résultant de la coalescence des filaments voisins pressés les uns contre les autres (*Orthotrichum obtusifolium*), mais ce cas est assez rare.

ASPECT GÉNÉRAL DE LA RAMIFICATION. — Les ramifications du protonéma naissent, comme nous le savons, perpendiculairement aux axes ; les filaments, grandement influencés par la lumière dans leur croissance, suivent en général un trajet rectiligne ou légèrement curviligne; cependant, dans certaines espèces (*Orthotrichum obtusifolium*), ils ont normalement une forme très arquée, irrégulière, avec tendance au pelotonnement (fig. 3, *10*. — Observations faites dans nos cultures). Dans la nature, les filaments du protonéma rampant ont toujours une forme très sinueuse, comme les racines des plantes supérieures, et apparemment pour les mêmes causes, c'est-à-dire par suite de l'action irritante de corps durs placés sur leur passage tant qu'ils sont en voie d'accroissement. Une bonne preuve à l'appui de cette manière de voir est que telle espèce, qui donne du protonéma sinueux quand elle est récoltée sur le sol, présente au contraire des cellules régulièrement droites, sauf en quelques points d'inflexion, quand elle effectue son développement dans l'eau, ou bien sur papier humide, sur gélatine ou sur gélose.

Cytologie. — Nous savons que les cellules du protonéma ont des formes assez variées, intermédiaires entre la sphère et le cylindre allongé, qu'elles sont plus ou moins régulières, plus ou moins sinueuses, etc., que leurs parois transversales peuvent être planes ou hélicoïdales, perpendiculaires ou obliques aux axes. Leur obliquité est très variable : souvent nulle dans les filaments issus de la spore, c'est dans les rhizoïdes qu'elle atteint le maximum d'inclinaison, soit 15-20 degrés (*Atrichum undulatum*).

Les réactions des membranes du protonéma sont celles de la cellulose. En vieillissant, ces membranes jaunissent, brunissent, l'imprègnent de tannoïdes et de cutine, substances qui les durcissent et les protègent contre l'action des parasites, champignons ou bactéries. On sait que la plupart des Mousses aquatiques, les Sphaignes par exemple, élaborent dans leurs parois le sphagnol, substance antiseptique que l'on retrouve dans la tourbe. Les substances brunissantes sont uniformément répandues dans la membrane quand elle est mince (*Phascum*, *Amblistegium*, *Hypnum*, etc.), mais, lorsque celle-ci est épaisse, elles peuvent n'en colorer qu'une partie. Chez *Orthotrichum obtusifolium*, on distingue une couche intérieure presque incolore, cellulosique, se teintant en bleu pâle par l'iode et l'acide sulfurique, et une couche externe rouge brun, cutinisée, prenant une teinte rouge cerise par l'action de l'acide sulfurique concentré. La membrane de la cellule terminale des filaments est toujours cellulosique et se gonfle beaucoup par l'action de l'acide sulfurique; elle prend aussi vivement le bleu de méthylène. Les tannins qui imprègnent les vieux filaments sont facilement décelés par les sels ferriques à chaud : de jaunes ou rouges, les parois deviennent rapidement noires. C'est aussi aux substances tannoïdes et non aux graisses, comme l'ont prétendu Jönsson et Ohlin (1), qu'est dû le noircissement des membranes par l'acide osmique. Ces tannins, très solubles dans l'eau chaude, la colorent en jaune léger; on n'en trouve pas trace dans les filaments jeunes à membranes incolores, pas plus que dans les parois des bourgeons dormants que nous avons signalés à la surface des vieux filaments (*Orthotrichum*, *Phascum*). Ces bourgeons prenant souvent naissance lorsque les parois du filament sont déjà imprégnées de cutine et de tannoïdes, il faut admettre une modification de ces principes au moment où saillit la protubérance du bourgeon. Remarquons que le mot bourgeon ne désigne pas ici le petit massif cellulaire donnant la tige feuillée.

Les corps pectiques qui soudent les unes aux autres les cellules d'un même filament peuvent être gélifiés à un moment donné, et ces cellules, libérées isolément ou en petits groupes, constituent alors des propagules qui sont, comme nous le verrons bientôt, d'une grande importance pour la multiplication et la dispersion de la plante.

Les noyaux ne sont pas souvent faciles à observer tant ils sont masqués par les grains chlorophylliens, mais on arrive à les apercevoir par l'emploi du carmin acétique ou du vert de méthyle, et en montant la préparation dans l'acide phénique. On les voit aussi sans aucun réactif en prenant des filaments étiolés ou de jeunes rhizoïdes du plus grand diamètre possible. Ils sont arrondis, d'un diamètre de 3 à 5 μ, suivant les dimensions des cellules. Pendant la germination de *Phascum*

---

(1) B. Jönsson et O. Ohlin, Der Fettgehalt der Moose (*Lunds Univ. Arrskrift*, Bd. 34, Afdeln. 2, 1898).

cuspidatum, à l'ouverture des spores, les noyaux de celles-ci et des premières cellules du filament sont particulièrement gros et réfringents (6-7 μ) ; ils apparaissent d'une façon remarquablement nette, caractère que nous n'avons pas retrouvé chez duts espèces.

Les grains de chlorophylle sont plus ou moins volumineux, arrondis, elliptiques ou discoïdes, et généralement appliqués contre les parois. Leur forme semble dépendre et des dimensions et de l'âge des cellules qui les contiennent. Toujours arrondis dans les cellules jeunes et les éléments courts, ils sont de forme plus ou moins oblongue dans les parties âgées ou composées de cellules très allongées. Dans les vieux filaments, ils ont souvent l'aspect de bâtonnets verdâtres, pressés en files longitudinales. Le vert de la chlorophylle est diversement nuancé pour des espèces différentes placées dans les mêmes conditions d'éclairement. Ainsi, il est beaucoup plus foncé chez *Phascum cuspidatum* que chez *Brachythecium rutabulum*. Chez *Amblistegium riparium*, les filaments sont d'un vert bleuâtre et cette teinte se rapproche de celle de la phycocyanine. Les matériaux de réserve sont constitués par de l'amidon et parfois par un peu d'huile (vieux filaments). L'amidon, à l'examen microscopique, se présente sous la forme de petits points clairs, isolés, au sein des grains de chlorophylle. Quand les filaments vieillissent, l'amidon se fait plus rare, mais avec quelque patience on arrive à déceler en certains points de très fines gouttelettes d'huile. L'huile peut-elle dériver de l'amidon, comme l'ont admis Jönsson et Ohlin, *loc. cit.*, nous ne saurions l'affirmer.

Le protoplasma est très peu dense, très vacuolaire dans les filaments âgés ; il se plasmolyse avec une extrême facilité et peut vivre sous cet état pendant un temps très long. Cette dernière propriété peut nous rendre compte de la remarquable résistance des protonémas à la dessiccation ménagée ; d'autre part, elle explique que l'on ne puisse employer pour les cultures que des solutions faiblement concentrées (optimum : 3 à 5 p. 1000 de sels). Quand une cellule du protonéma se plasmolyse, son protoplasma se condense à l'une de ses extrémités et ses grains de chlorophylle, pressés les uns contre les autres, donnent à la masse une teinte très verte. Nous avons conservé des filaments ainsi plasmolysés pendant une durée de trois mois environ, en les alimentant avec une solution de Detmer à 2 p. 100. L'expérience a été ainsi disposée : quelques filaments de protonéma étaient placés entre lame et lamelle, et la lame dressée à l'intérieur d'un verre ordinaire au fond duquel se trouvait un peu de solution nutritive ; celle-ci arrivait aux filaments par une bande de papier Joseph, et une autre bande semblable, assujettie vers le haut, assurait l'évaporation et le renouvellement de la solution. Dans ces conditions, au bout d'un certain temps, les masses plasmolysées apparaissent comme recouvertes d'une membrane, mais, en réalité, il n'en est rien, car il suffit d'ajouter un peu d'eau à la préparation pour voir le contenu cellulaire s'étendre et remplir à nouveau toute la cavité de la cellule.

Durée des filaments. — La durée des filaments est très variable ; elle dépend essentiellement des conditions de la nutrition et de l'éclairement. Elle est prolongée lorsque l'eau est abondante et la lumière faible. Les cellules commencent déjà manifestement à dégénérer au moment où brunissent leurs parois. Pendant leur dépérissement, les grains de chlorophylle s'allongent, s'amincissent et perdent peu à peu de leur teinte à mesure que leur contour devient de moins en moins net ; le contenu cellulaire se vacuolise, s'éclaircit, le noyau se dissocie, et la cellule morte n'est plus, à la fin, qu'un sac vide ou rempli d'un liquide clair. Cette destruction des cellules débute généralement par les plus anciennes et progresse de proche en proche le long du filament, mais elle peut affecter à la fois toute une file de cellules et sans que celles-ci soient plus âgées que leurs voisines. Lorsqu'il s'établit ainsi de loin en loin des désorganisations partielles sur la longueur d'un filament, celui-ci se divise en tronçons qui deviennent ainsi indépendants et évoluent ensuite comme autant de propagules ayant une vie propre. Il faut aussi remarquer que ces dépérissements ne sont pas toujours précédés ni suivis du brunissement des parois, lesquelles deviennent souvent, au contraire, d'une parfaite transparence.

Le protonéma dressé. — Lorsque le protonéma rampant s'est développé pendant un certain temps à la surface du substratum, si la nutrition et la lumière sont convenables, il donne naissance à un fin duvet formé par une grande abondance de filaments chlorophylliens, plus ou moins ramifiés et rectilignes, de 1 à 5 millimètres de hauteur : c'est le protonéma dressé, comme nous le savons. Sa hauteur est plus grande dans les vases de culture que dans la nature, et ce résultat, vraisemblablement la conséquence d'une plus grande humidité de l'air ambiant, se produit plutôt par un allongement des cellules que par leur multiplication.

Nous supposerons d'abord que les filaments du protonéma dressé ne sont pas trop pressés les uns contre les autres (germination de spores éparpillées, non en amas). Dans ces conditions, ce protonéma subsiste pendant deux mois environ (germinations de mars), c'est-à-dire jusqu'au développement des pousses feuillées. A ce moment, on le voit s'affaisser par suite du dépérissement des cellules du pied des filaments. Ce dépérissement semble avoir pour cause une insuffisance dans la nutrition, insuffisance qui semble provoquée par un appel des substances nutritives vers les jeunes tiges en voie d'organisation.

Le rôle biologique du protonéma dressé paraît être semblable à celui de la feuille dans la plante adulte (transpiration, respiration, assimilation, etc.), le protonéma rampant remplissant surtout un rôle d'absorption et d'extension sur place. Le premier de ces protonémas, comparé au second, marque un acheminement vers la vie plus aérienne, moins aquatique. D'autre part, il lui est dévolu un rôle très important dans la multiplication de la plante, par suite de la désarticulation possible de ses filaments en éléments cellulaires et de l'éparpillement des fragments. Voici comment les faits s'accomplissent. Chez *Orthotrichum obtusifolium*, *Pogonatum nanum*, le détachement des propagules se fait à l'extrémité des filaments, isolément ou par petits groupes, le plus souvent par simple gélification des cloisons mitoyennes, et lorsque les filaments du protonéma dressé sont encore debout. Lorsqu'une seule cellule s'isole, elle prend ordinairement une forme sphérique; elle ressemble donc à une spore dont elle se distingue cependant facilement par l'absence d'exospore (fig. 3, *13*, page 140). En certains cas, l'isolement des propagules se fait par destruction de courtes portions du protonéma (une, deux cellules), et les filaments dont ils proviennent demeurent, pendant un certain temps, coiffés des débris des cellules mortes. Dans la nature, les propagules des espèces que nous venons de mentionner sont emportés par le vent ou l'eau des pluies.

D'une façon générale, la dislocation des filaments du protonéma dressé ne commence qu'une fois qu'ils sont couchés sur le substratum. Nous avons étudié ce phénomène avec beaucoup de soin chez *Phascum cuspidatum*, où il se produit fréquemment pour toutes espèces de protonémas : rampant, dressé ou adventif.

Toutefois, avant d'exposer nos observations sur cette question, nous devons reprendre le cas que nous avons précédemment écarté : celui où les spores germent en masse et où les filaments de protonéma dressé, pressés les uns contre les autres, forment un duvet très épais (fig. 5 *bis*, page 156). En cet état de choses, il ne se forme pas de bourgeons initiaux de pousses feuillées sur le protonéma rampant, et le protonéma dressé demeure fort longtemps, en acquérant une taille plus grande que d'ordinaire. Cependant, au bout de cinq à six mois (en juillet-août, germinations de mars, *Phascum cuspidatum*), nous vîmes se former de vrais bourgeons, puis de jeunes tiges, vers la pointe et sur les côtés des filaments du protonéma dressé (fig. 3, *15*, page 140). Ces jeunes tiges, en août-septembre, donnèrent à leur base des rhizoïdes qui s'allongèrent rapidement jusqu'au substratum où ils purent enfin puiser la nourriture nécessaire au développement des plantules (15 octobre). A partir de cette date, les rhizoïdes se trouvèrent donc en concurrence vitale avec les filaments du protonéma dressé, et ceux-ci, par suite, ne tardèrent pas à entrer en voie de dépérissement (décoloration progressive des grains de chlorophylle, vacuolisation des contenus cellulaires sans brunissement des parois, etc.) ; enfin, les filaments s'affaissèrent et les plantules prirent ainsi contact avec le substratum.

Nous pouvons, maintenant, passer à la formation des propagules issus du protonéma chez *Phascum cuspidatum*. Cette formation n'est pas un signe de souffrance pour la plante, bien au contraire, car elle ne se produit que lorsque tous les facteurs vitaux : lumière, chaleur, etc., agissent dans des conditions optima. C'est un indice de luxuriance. Voici une expérience qui le prouve. Entre lame et lamelle, nous plaçons une bande transversale de protonéma (même disposition que dans une précédente expérience : lame porte-objet verticale, plongeant à sa base dans un verre où se trouve un peu de la solution nutritive de Marchal ; montée et évaporation de l'eau par des bandes de papier Joseph). Au bout d'une quinzaine de jours en juin), nous avons vu se former des propagules très verts s'isolant par schizolyse (solubilisation des lamelles moyennes pectosiques unissant les cellules les unes aux autres), mais seulement dans les parties extrêmes de la bande de protonéma, c'est-à-dire vers les bords de la lamelle, là où l'aération et la nutrition (par suite d'une plus grande évaporation) se font le mieux. La partie centrale de la culture n'offrait plus que des filaments très étroits, très allongés, plus ou moins étiolés et sans traces de désarticulation. D'autres observations s'accordent aussi avec la précédente pour démontrer que plus la végétation est active plus il se forme de propagules. Ainsi, qu'il s'agisse de cultures en vases de Pétri, en Erlenmeyer, pures ou non, ou de simples cultures à l'air libre, c'est toujours pendant les chaudes et claires journées de juillet et d'août et aux endroits des cultures où les filaments baignent dans une mince couche de liquide nutritif que nous avons vu se former le plus grand nombre de propagules. Ces organites sont toujours très rares dans les cultures immergées ou renfermées dans des tubes à essais, vraisemblablement parce que l'air n'est pas en quantité suffisante ou se trouve trop confiné.

La figure 4 nous montre les différentes formes et les principaux modes de formation des propagules chez *Phascum cuspidatum.*

Le dessin *1* représente ce qui subsiste de la base de quelques filaments dressés après leur chute. On sait que celle-ci arrive par la destruction de quelques cellules du pied (en *a* un vestige de ces cellules). Les éléments *b* et *c* du protonéma rampant constitueront eux-mêmes des propagules.

En *2*, *6*, *7*..., on voit un rameau qui se fragmente par gélification des lamelles mitoyennes et aussi par destruction de certaines cellules ; en *2 e* et en *3*, le propagule s'échappe comme s'il glissait hors d'une gaine (en certains cas il paraît se produire comme une rénovation cellulaire : une nouvelle membrane, très souple, se forme à l'intérieur de la première, et la cellule migratrice glisse lentement à l'intérieur du fourreau constitué par la cellule-mère, à la façon des hormogonies des Cyanophycées).

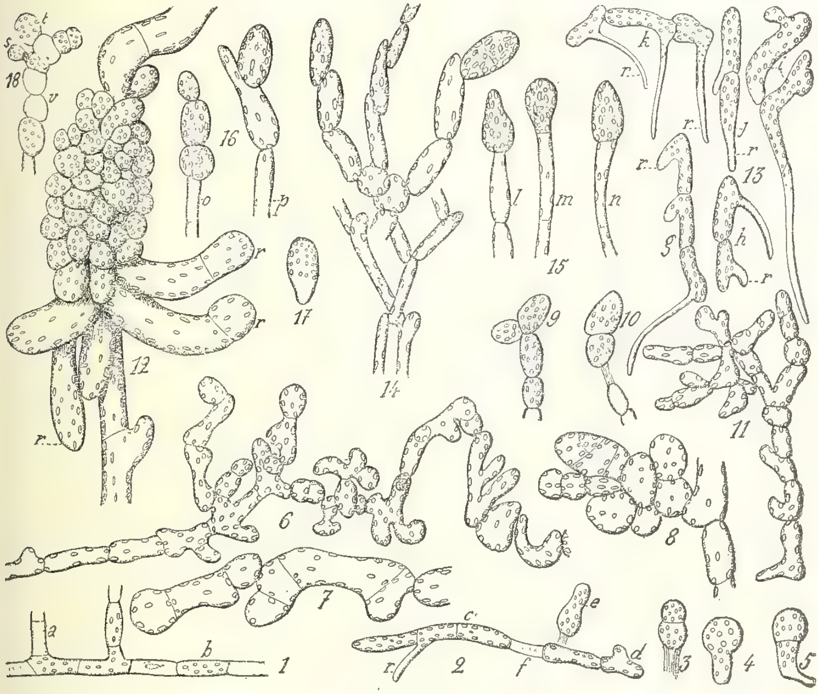


Fig. 4. — Formation de propagules par le protonéma. — 1-13, *Phascum cuspidatum :* 1, filament de protonéma rampant issu de la spore; *a*, vestige de la base d'un filament dressé; *b*, propagule unicellulaire, isolé par le dépérissement des cellules voisines; 2, propagules pluricellulaires et unicellulaires; *r*, rhizoïdes; *f*, cellule morte; *c*, *d*, *e*, propagules ; 3-5, propagules qui se sont isolés à l'extrémité renflée de certains filaments ; 6, filaments de protonéma rampant, en voie de se fragmenter en propagules de formes irrégulières, poussant des protubérances dans différentes directions, gr. 140 ; 7, jeunes propagules, en voie de cloisonnement et encore réunis en chaîne, gr. 250 ; 8, bourgeon dont les éléments donneront des propagules et cesseront d'évoluer en pousse feuillée ; 9-10, propagules à l'extrémité d'un filament dressé ; 11, couronne de propagules à l'extrémité d'un filament ; vers la base, cellules gênées dans leur croissance et se recourbant à leurs extrémités, gr. 140 ; 12, une grappe de propagules autour d'un filament central, gr. 250 ; 12, germination des propagules ; *r*, rhizoïdes ; 14-18, *Hypnum purum*, gr. 250 ; 18, *Tortula montana*, gr. 250.

En *2*, est un propagule pluricellulaire ; en *18*, *s*, *t*, des propagules monocellulaires de forme arrondie. Il faut remarquer que les formes arrondies se rencontrent surtout à l'extrémité des filaments (*15*, *16*).

En certains cas, les cellules qui vont se transformer en propagules commencent par s'allonger à l'une de leurs extrémités ; mais, comme elles ne peuvent refouler leurs voisines, elles se recourbent sur le côté pour former un groupement d'aspect sympodique. Ce mode est très fréquent chez *Hypnum purum* (*14*).

Les formes de propagules que nous venons de signaler sont relativement simples ; il en est de plus compliquées : elles apparaissent surtout quand la végétation atteint son maximum d'intensité. Les cellules qui leur donnent naissance, avant de s'isoler, commencent à se bosseler, à se ramifier en tous sens, ainsi que le montrent les dessins *6*, *7* de la figure 4. En *6*, les cellules sont en train de se renfler, de pousser des prolongements. En *7*, on a des éléments en fémur, portant une protubérance à chaque extrémité ; en *8*, en *11*... etc., sont représentées des formes plus irrégulières encore. Le cas le plus singulier que nous ayons observé est celui d'un ensemble de propagules sphériques réunis en une grappe continue comme les fruits d'une mûre, le long d'un axe formé par un filament fort épais (fig. 4, *12*). A la base de ce groupement se trouvent de très grosses protubérances verdâtres, unicellulaires, dont le rôle est vraisemblablement de puiser la nourriture nécessaire à tout ce complexe. On se rend très bien compte de la structure de cette formation en se reportant à des formes analogues, plus simples (*18*), et en supposant qu'au lieu d'un ou de deux bourgeons, il s'en forme un grand nombre le long d'une ou de plusieurs cellules du filament axial.

A peine libéré, et souvent même auparavant, le propagule commence son développement. S'il est cylindrique ou ovoïde, il s'allonge, se divise généralement en deux, trois cellules, par des cloisons transversales, puis donne naissance, soit à l'une de ses extrémités, soit latéralement, à un filament d'un diamètre beaucoup plus petit que le sien, pauvre en chlorophylle, et qui a toutes les apparences d'un rhizoïde (fig. 4, *13*). Ce filament s'allonge rapidement, se divise par des cloisons bientôt obliques et, par ses apports de substances nutritives, permet au propagule de bourgeonner un nouveau protonéma, tout à fait semblable à celui qui vient de la spore. Le propagule est parfois si pressé de produire son rhizoïde que celui-ci commence à se développer sur le côté, à l'une des extrémités de la cellule, avant même qu'elle se soit détachée du filament (fig. 4, *k*), d'où la forme en pic de beaucoup de propagules.

Lorsque le propagule a une forme très irrégulière, qu'il est cornu de toute part, sa germination, toujours très hâtive, aboutit à un ensemble plus ou moins compliqué, chaque protubérance étant l'origine d'un nouveau filament de protonéma. Ces filaments peuvent à leur tour se démembrer aussitôt en d'autres propagules, souvent très ramifiés, et tous ces éléments enchevêtrés les uns dans les autres constituent de petites masses verdâtres atteignant parfois une épaisseur de un à deux millimètres, par le jeu incessant du mode de multiplication que nous venons de décrire.

Le Protonéma souterrain. Rhizoïdes et formes voisines. — Une partie du protonéma est différenciée en vue de l'absorption de l'aliment liquide et constitue les rhizoïdes. Cette différenciation est plus ou moins complète, et l'on peut trouver tous les intermédiaires entre le protonéma rampant issu de la spore, que nous avons déjà décrit, et les rhizoïdes les plus typiques. Ceux-ci se distinguent : 1° par l'absence totale de chlorophylle : leurs cellules ne renferment plus que de minuscules leucoplastes de forme arrondie; 2° par la grande obliquité de leurs cloisons; 3° par la coloration de leurs membranes : d'abord grisâtres ou plus ou moins incolores, elles deviennent bientôt jaunâtres, puis d'un rouge brun plus ou moins foncé ; 4° par leur diamètre plus faible que celui des filaments du protonéma chlorophyllien, ce diamètre diminuant progressivement vers l'extrémité des ramifications; 5° par leur forme sinueuse surtout lorsqu'ils croissent sur un substratum irrégulier, le sol par exemple) ; 6° enfin par leur insertion. On ne peut, en effet, que donner le nom de rhizoïdes aux filaments qui s'attachent à la base des tiges pour les nourrir et assurer leur stabilité.

Quant aux formes intermédiaires, elles présentent toutes les combinaisons possibles entre les caractères précédents et ceux qui appartiennent au protonéma vert issu de la spore : chlorophylle abondante, cloisons droites, membranes le plus souvent incolores.

Une combinaison très fréquente est celle-ci : membranes incolores, cloisons obliques et beaucoup de chlorophylle. On la rencontre parmi les filaments rampants, mais aussi très souvent chez le protonéma adventif qui se forme le long des tiges, principalemenl à l'aisselle des feuilles (*Phascum cuspidatum*, *Amblistegium riparium*).

Dans une autre combinaison, ce sont des membranes colorées, des cloisons obliques et des grains de chlorophylle très allongés. Chez *Mnium punctatum*, *Bryum capillare*, et fréquemment chez *Orthotrichum obtusifolium*, on a des membranes brunes, beaucoup de chlorophylle et des cloisons droites.

Ces quelques exemples, choisis parmi les formes les plus communes, suffisent pour donner une idée des multiples aspects que peuvent présenter les rhizoïdes. Aussi est-il impossible de les séparer avec quelque précision, soit morphologiquement, soit physiologiquement, du protonéma directement issu de la spore. Mais donnons encore quelques preuves à l'appui de cette opinion. L'insertion normale des rhizoïdes est évidemment à la base des tiges ; elle se produit cependant, très souvent, le long des filaments du protonéma proprement dit, et le rhizoïde, lorsqu'il est vert, ne se distingue alors du protonéma que par son plus faible diamètre ou la teinte plus pâle de ses grains chlorophylliens. Très semblable, vers son insertion, au protonéma vrai, au « chloronéma », suivant l'expression de Correns (1), il prend peu à peu les caractères du rhizoïde type, à mesure qu'il s'allonge et se ramifie. Comme il est impossible, lorsqu'on n'a pas suivi la germination, de distinguer surement le protonéma vrai, issu de la spore, de certains filaments verts qui sont des rhizoïdes par leur origine, Correns donne indifféremment le nom de « chloronéma » aux filaments verts, à membranes incolores et à cloisons droites, quels qu'ils soient. Nous ne pouvons qu'approuver et adopter cette terminologie, en accord avec les faits et susceptible d'apporter plus de précision à notre exposé.

Un autre exemple de transition entre le protonéma (chloronéma) et la forme rhizoïde, remarquablement net, nous est encore fourni lorsqu'un filament à cloisons droites prend brusquement, à son extrémité, les caractères d'un rhizoïde : diminution du diamètre, obliquité des cloisons et rareté des chloroplastes (fig. 5, *8*). Un changement en sens inverse peut aussi être observé le long des filaments de protonéma adventif qui descendent le long des pousses feuillées vers le substratum. A leurs cloisons obliques, dans certains cas, font en effet suite des cloisons droites, dès qu'ils arrivent en contact avec le substratum (fig. 5, *5*). Ce sont ces portions de « chloronéma » qui se désarticulent ensuite très facilement pour donner des propagules mono ou pluricellulaires.

---

(1) C. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose, p. 342. Iéna, 1899.

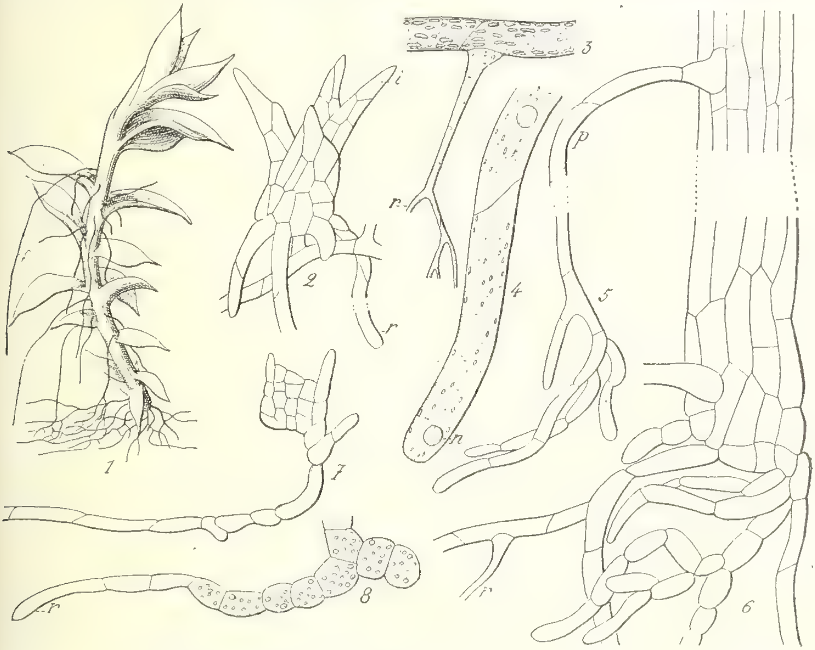


Fig. 5. — 1-7, *Phascum cuspidatum* : 1, tige portant de nombreux filaments de protonéma adventif, gr. 8 ; 2, jeune pousse feuillée, gr. 60 ; 3, filament de protonéma rampant portant un rhizoïde, gr. 250 ; 4, jeune rhizoïde, gr. 600 ; 5, un filament de protonéma adventif arrivant en contact avec le substratum ; 6, rhizoïde à cloisons droites, donnant des propagules, gr. 150 ; 7, succession de cloisons obliques et de cloisons droites à l'extrémité d'un filament, gr. 80 ; 8, *Orthotrichum obtusifolium* : filament vert terminé par un rhizoïde, gr. 250.

Les rhizoïdes se forment plus ou moins tôt, suivant les besoins de la plante en eau. C'est ainsi qu'ils apparaissent de meilleure heure chez les espèces exposées à la sécheresse que chez celles vivant à l'ombre ou dans les lieux humides, et cette disposition fixée par l'hérédité se manifeste encore lorsque la plante est bien pourvue d'eau, comme il arrive dans les cultures en milieux artificiels. C'est ce que l'on constate pour *Grimmia pulvinata*, *Orthotrichum pumilum*, *O. obtusifolium*, où les rhizoïdes s'organisent dès que le protonéma issu de la spore compte quelques cellules, c'est-à-dire bien avant la formation des bourgeons (fig. 3, *10*, page 140).

Pour beaucoup d'espèces (*Phascum cuspidatum*, *Hypnum purum*, *H. velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, etc.), nous avons observé que le protonéma ne donne pas de rhizoïdes avant l'organisation des pousses feuillées, si la germination a lieu dans l'eau ou sur un substratum très humide. Lorsque la culture se fait sur gélose (*Funaria hygrometrica*, *Phascum cuspidatum*, *Amblistegium riparium*), on peut remarquer quelques rhizoïdes à la surface de la gélose et principalement le long des parois de verre où il est resté un peu de cette substance; mais au sein du substratum on n'en voit pas qui soient morphologiquement caractérisés, même à la base des tiges incluses.

C'est que, dans ces conditions, l'absorption se fait par toute la surface de la plante et qu'il n'est plus besoin d'organes différenciés en vue de cette fonction. Rappelons aussi que, dans la germination de certains propagules (*Phascum cuspidatum*, *Funaria hygrometrica*), c'est le rhizoïde qui apparaît en premier lieu, de même que la radicule dans la germination des graines des plantes supérieures, comme si le premier acte de la jeune plante était d'assurer sa subsistance par la production d'un organe propre à puiser les matières nutritives renfermées dans le sol. Cette remarque ne s'applique cependant pas à tous les propagules. Il en est, ainsi que nous l'avons vu, qui commencent en effet par donner du chloronéma.

Les rhizoïdes sont doués d'un phototropisme négatif très accusé. Pour s'en convaincre, il suffit d'observer ceux qui prennent naissance le long des tiges (fig. 5, *1*), car, qu'il s'agisse de cultures droites ou renversées, c'est presque toujours vers la base des pousses, c'est-à-dire vers la région la plus obscure qu'ils se dirigent; cependant, dans certains cas, quelques-uns de ces filaments peuvent avoir une direction ascendante, et cette exception apparente s'explique si l'on admet que le rhizoïde n'est repoussé par la lumière que lorsqu'elle acquiert une certaine intensité. Une remarque qui vient à l'appui de cette manière de voir, nous est fournie par l'observation de cultures développées à l'obscurité (*Phascum cuspidatum*). En effet, dans ces cultures (fig. 9, IV, page), les rhizoïdes qui sont insérés le long des tiges poussent vers le haut ; ils sont donc négativement géotropiques, et, quand ils se dirigent dans le sens de la pesanteur, c'est bien parce qu'ils sont refoulés par la lumière dès que celle-ci atteint une intensité déterminée.

Comme on a supposé que l'obliquité des cloisons des rhizoïdes était due au manque de lumière, nous ferons remarquer que nous avons toujours observé un grand nombre de filaments avec des cloisons obliques dans les cultures les mieux éclairées, et que les cloisons transversales sont demeurées droites dans les germinations que nous avons obtenues à l'obscurité (*Phascum cuspidatum*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Funaria hygrometrica*). Nos expériences confirment donc sur ce point l'opinion de Gœbel (1), à savoir que c'est le facteur espèce qui intervient le plus dans cette obliquité des cloisons.

C. — LA POUSSE FEUILLÉE

1° Les Bourgeons. — *a*) CONDITIONS DE LEUR FORMATION. — Les bourgeons destinés à former les pousses feuillées apparaissent lorsque le protonéma a acquis un certain développement et qu'il a accumulé dans son tissu les réserves nécessaires à leur organisation. Leur formation est donc liée à un état de grande activité dans la nutrition et demande notamment un éclairement suffisamment intense ; elle dépend aussi, dans une certaine mesure, du degré d'humidité du milieu. Voici quelques expériences et observations se rapportant à cette question :

1° Lorsque des spores germent en masse, il se constitue, comme nous le savons, des duvets très serrés de protonéma dressé, sur la place occupée par l'amas de spores (*Phascum cuspidatum*) ; or, les pousses feuillées ne se forment tout d'abord que sur le pourtour de ces emplacements qu'elles circonscrivent d'une végétation en couronne (fig. 5 *bis*).

---

(1) K. Gœbel, Organographie der Pflanzen (*loc. cit.*).

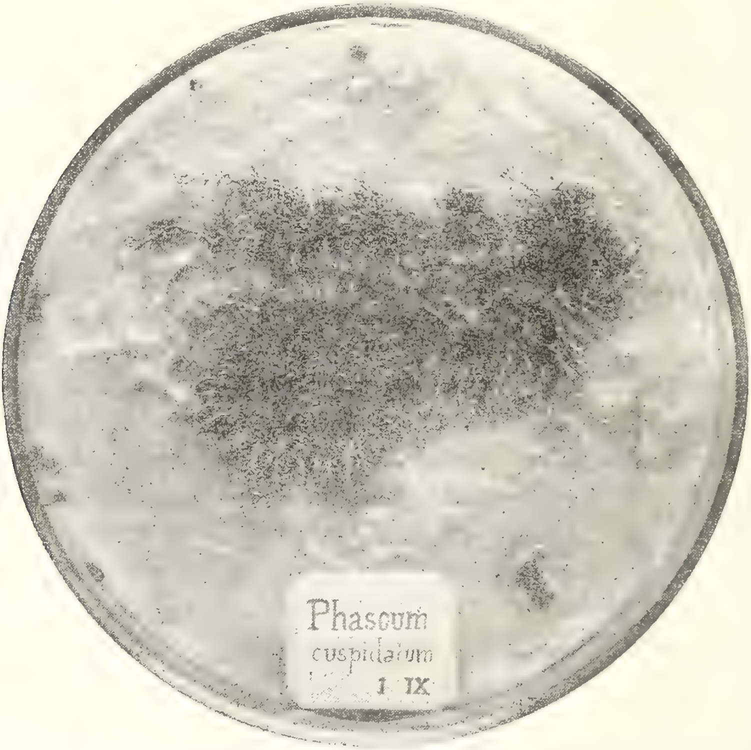


Fig. 5 *bis*. — Culture de *Phascum cuspidatum* en vase de Pétri : Expérience du vase renversé. Vers le haut de la figure, on voit des tiges recourbées par l'effet d'un géotropisme négatif. La grande tache arrondie est formée par un gazon de protonéma dressé, haut de 4 à 5 millimètres, et elle est bordée par une couronne de pousses feuillées (action de la lumière).

Cette figure photographique d'une culture en vase de Pétri montre vers le centre une tache arrondie, constituée par du protonéma dressé, autour de laquelle apparaît un anneau de pousses feuillées particulièrement visibles vers la gauche et en bas. D'autres tiges se sont développées vers le haut, là où le protonéma dressé était moins dense. L'action de la nutrition et de la lumière sont donc ici manifestes. L'évaporation, plus grande sur les bords de la tache protonémique qu'en son centre, intervient aussi probablement.

En suivant cette expérience, on sait qu'au bout de cinq ou six mois (*Phascum cuspidatum*, germination de mars, en juillet-août), on voit se former des bourgeons, puis des pousses feuillées vers l'extrémité des filaments du protonéma dressé. Ces bourgeons ne se développent point à la base des filaments, là où ne pénètre qu'une lumière très atténuée, mais vers leur pointe, c'est-à-dire dans une région où la radiation n'a pas encore été amoindrie (fig. 3, *15*, p. 140).

2° Autre expérience. Nous avons ensemencé des spores de *Funaria hygrometrica* et de *Phascum cuspidatum* sur gélose inclinée dans des tubes à essais. Par le moyen de bandes de papier noir collées sur une portion de la surface de ces tubes, il nous a été possible d'obtenir un éclairement unilatéral de ces cultures. Or, les pousses feuillées ne se sont développées que du seul côté où arrivait la lumière (Pl. IV, tube 1). Cette expérience est des plus nettes.

3° Des cultures de protonéma sur gélose glucosée à $0^{gr},5$ p. 100, placées dans de bonnes conditions de température, mais à l'obscurité, ne donnèrent jamais de pousses feuillées, tandis que des cultures semblables situées devant une fenêtre commencèrent à donner des bourgeons deux mois après l'ensemencement des spores.

4° Il n'est pas nécessaire que l'obscurité soit complète pour empêcher la formation des tiges, il suffit que la lumière soit atténuée, mais plus ou moins, selon les cultures. Les espèces vivant sur les murs, les rochers, les arbres (*Grimmia pulvinata*, *Orthothricum obtusifolium*, *Tortula muralis*, etc.), sont celles qui, dans nos expériences, ont demandé le plus de lumière pour former leurs bourgeons et leurs tiges, soit une distance de 2 mètres environ de la fenêtre (cultures dans des tubes à essais, en juillet-août; fenêtre de 3 mètres carrés orientée à l'Est) et une distance de $0^{m},50$ à 1 mètre en septembre-octobre. Dans les parties les moins éclairées du laboratoire, nous n'obtînmes que du protonéma. Plus d'une fois, nous eûmes rapidement des pousses feuillées (en cinq ou six jours) par le transport, du fond de la salle vers la fenêtre, de cultures uniquement formées de protonéma. Il est bien entendu que dans ce cas il faut éviter les rayons directs du soleil, si celui-ci est trop ardent. Quand les filaments du protonéma nagent transversalement dans l'eau du tube (cultures dans des tubes à essais) comme il se produit en certains cas (houppes issues d'une spore), on voit alors que les bourgeons se forment à l'extrémité de ces houppes, c'est-à-dire du côté le plus exposé à la lumière.

5° En se servant de tubes à moitié recouverts de papier noir et diversement orientés, de façon à recevoir de la lumière directe ou de la lumière diffuse, il est aussi très facile de constater qu'il ne se forme de pousses feuillées que lorsque l'éclairement atteint une certaine intensité.

Donc, lorsqu'on veut obtenir en abondance du protonéma sans pousses feuillées, il suffit de maintenir les cultures dans un endroit peu éclairé et suffisamment chaud (16-18°). Par ce moyen, nous avons vu envahir totalement le liquide de nos tubes à essais par un lacis très compact de filaments verts de protonéma ; mais, dans ce cas, la liqueur nutritive est tellement épuisée qu'il ne peut plus se former de pousses feuillées en exposant ensuite la culture à une lumière plus vive. Pour obtenir ce résultat, il faut rajouter un peu de la solution nutritive ou transporter quelque portion du protonéma dans un tube neuf.

6° Trop d'humidité retarde aussi la formation des pousses feuillées, comme on peut s'en convaincre par l'examen de la Planche II (deuxième tube à gauche, *Hypnum purum*, culture sur porcelaine) : les tiges se sont formées sur la porcelaine, à un centimètre environ de la surface du liquide ; mais, dans le fond du tube, le protonéma immergé n'a pas encore donné de pousses feuillées. Celles-ci peuvent cependant se former dans l'eau, comme nous le savons déjà (*Phascum cuspidatum*, *Tortula muralis*, *Hypnum purum*, etc.), et une fois ébauchées, elles s'accroissent beaucoup plus rapidement que celles qui poussent dans l'air (Pl. II, tube 1).

L'action accélératrice d'une sécheresse relative, quant à la formation des bourgeons et des tiges feuillées, peut encore être constatée par l'introduction de quantités différentes de solution nutritive dans les vases de culture (vases de Pétri, par exemple), par l'observation de la formation de ces pousses le long de la bande de papier des tubes à essais, ou sur le papier des Erlenmeyer (lorsque la surface de ce papier est bosselée), et c'est toujours sur les parties saillantes, les moins mouillées, que les tiges se forment en premier lieu.

7° Une température de 16-18°, au minimum, est nécessaire pour l'éclosion des bourgeons de *Phascum cuspidatum*. Une période de froid ayant sévi pendant le mois d'août 1912, du 4 au 20 (température moyenne de 12-13° dans notre laboratoire), la formation des pousses feuillées fut complètement interrompue, comme nous l'avons facilement constaté dans nos cultures sur gélose droite (Pl. II, tube 4). Ces cultures sont en effet particulièrement commodes pour suivre la suite du développement. Elles nous ont d'ailleurs servi à une autre expérience : les ayant maintenues à la température fixe de 10° par une circulation d'eau continue (eau de la ville en septembre), il ne se forma point de nouvelles tiges, bien que l'éclairement fût très suffisant.

En définitive, pour que le protonéma puisse donner des bourgeons, il faut : 1° qu'il soit âgé d'un mois environ (*Phascum cuspidatum*) ; 2° qu'il soit bien éclairé ; 3° enfin, que la température atteigne 16-18° environ. En outre, le phénomène est accéléré si l'humidité n'est pas trop grande.

b) Développement du bourgeon. — Lorsqu'une cellule du protonéma donne latéralement une protubérance destinée à évoluer en bourgeon, rien ne distingue tout d'abord cette saillie des prolongements qui formeront ultérieurement de simples filaments (*Phascum cuspidatum*). Bientôt, cependant, elle se renfle en massue à son extrémité, ét une première cloison transversale donne une cellule basale et une cellule de tête qui constituera le bourgeon par des cloisonnements s'effectuant sans ordre bien déterminé, même quand il s'agit d'une seule espèce ; toutefois, il finit toujours par se former une celulle terminale cunéiforme, initiale, dont le fonctionnement est bien connu (fig. 6, 5). Quant à la cellule de base, elle demeure le plus souvent indivise et forme un pédoncule supportant le bourgeon. En certains cas, elle prolifère latéralement pour donner un ou deux filaments de protonéma très chlorophyllien, à cloisons obliques et à parois brunissantes, comme les siennes d'ailleurs.

Voici quelques exemples de cloisonnements conduisant à la formation du bourgeon :

1° Un des cas les plus fréquents est celui ou la cellule terminale initiale prend immédiatement naissance, après deux cloisonnements de la cellule de tête (fig. 5, *3*, *4*). Celle-ci, en se divisant, comme on sait, forme un bourgeon ovoïde, dont les cellules inférieures s'allongent bientôt en gros rhizoïdes verdâtres, aux cloisons légèrement obliques. Ces rhizoïdes supportent le jeune bourgeon et collaborent à sa nutrition avec le filament initial (*6*). Les premières feuilles s'ébauchent aussi en même temps que les rhizoïdes sous la forme de papilles résultant du prolongement des cellules avoisinant immédiatement la cellule initiale. Leur rôle principal est évidemment, ici comme chez les plantes supérieures au début de leur développement, de protéger le point végétatif (fig. 6, *5*, *12*).

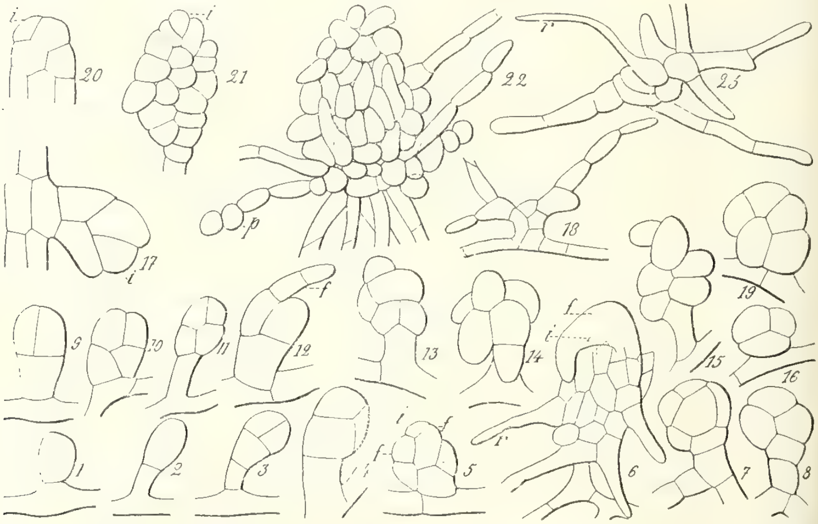


Fig. 6. — Évolution des bourgeons. — *Phascum cuspidatum* : 1-20, différents modes de cloisonnements des bourgeons; en 5, *i*, cellule initiale en coin qui donnera la tige; *f*, cellules d'où dériveront les feuilles; en 6, on voit une feuille recourbée en capuchon et recouvrant le point végétatif; *r*, rhizoïdes; 17, bourgeon à l'aisselle d'une feuille; 20, sommet végétatif de la tige; 15, 18, 21-23, bourgeons, en voie de régression, faisant retour à la forme protonéma, grossissements 250 et 140.

2° Un autre exemple de formation du bourgeon est celui où la cellule de tête se divise en quatre quadrants qui, par des cloisonnements répétés, constituent un massif cellulaire vers l'extrémité duquel se différencie enfin la cellule terminale. Ce processus conduit parfois à des bourgeons très volumineux, à la base desquels on ne distingue plus le pédoncule formé par la cellule du pied, tant il se trouve recouvert par les rhizoïdes et la partie inférieure du bourgeon (fig. 6, *16*, *19*). Il faut aussi signaler que ces bourgeons un peu anormaux peuvent produire sur leurs côtés des filaments de protonéma qui évoluent comme ceux qui ont la spore pour origine (fig. 6, *21*, *22*). A cette occasion, nous ferons remarquer que les bourgeons ne se forment pas seulement sur le protonéma proprement dit, initial, mais aussi sur certains rhizoïdes verts à cloisons obliques issus de la base des tiges, sur les filaments issus des propagules et sur toutes espèces de protonéma, pourvu que certaines conditions de température, d'éclairement et de nutrition dont il a déjà été question se trouvent réalisées.

3° On peut aussi citer quelques cas particuliers de cloisonnements. C'est ainsi que la cellule terminale initiale est parfois constituée, après la deuxième division de la cellule d'origine, par une cloison transversale et une cloison oblique à celle-là (fig. 5, *9*).

Une autre exception est fournie par la participation de la cellule du pied, qui se divise, à la constitution du bourgeon, etc.

4° Lorsque les conditions qui ont déterminé la formation d'un bourgeon viennent à être modifiées, celui-ci subit des arrêts dans son développement et retourne souvent à la forme protonéma. La cause la plus fréquente de ces arrêts et de ces régressions est une diminution brusque dans l'éclairement, ainsi que nous l'avons constaté en entourant de papier noir des cultures en voie de donner de jeunes pousses. La figure 6, n^os^ *18*, *21*, *22*, *23*, représente quelques formes de ces bourgeons avortés.

2° Les tiges. — Les différences que nous avons constatées dans le développement des bourgeons ne semblent pas avoir de retentissement sur la forme des pousses feuillées qui en sont issues. Toutes sont semblables quand elles ont grandi dans le même milieu. Au début de leur organisation, elles ont la forme d'un court massif conique recouvert de feuilles triangulaires et supporté à la base par un nombre variable de gros rhizoïdes non dépourvus de chlorophylle (fig. 6, *6*). Les parois de ces rhizoïdes, d'abord grisâtres, deviennent rapidement brunes comme celles des cellules de la base de la jeune tige.

Le sommet de celle-ci est recouvert de feuilles, qui en gênent l'observation, cependant on peut l'apercevoir facilement en s'adressant à des plantes qui ont poussé pendant quelque temps à l'obscurité. Les jeunes feuilles sont alors plus étroites et plus allongées, plus écartées les unes des autres, et il est toujours facile de trouver quelques spécimens qui, sans aucune préparation spéciale, se prêtent à l'observation du point végétatif (*Phascum cuspidatum*). Il a la forme d'un petit mamelon incolore, pluricellulaire, montrant nettement la cellule cunéiforme terminale (fig. 6, *20*).

L'allongement des pousses feuillées se fait assez lentement. C'est ainsi que chez *Phascum cuspidatum*, les tiges mesuraient 5 millimètres environ (douze, seize feuilles), au premier juillet et pour des semis datant de mars ; qu'avec *Hypnum purum* (semis de fin décembre), la taille était de 12-14 millimètres à la même époque, etc. L'accroissement devient cependant plus rapide dès que les stades du début ont été franchis.

La cutinisation des parois externes des cellules de l'épiderme des tiges se fait progressivement, mais ces cellules ne perdent point leur chlorophylle, ni la propriété de bourgeonner des filaments de protonéma. En effet, si l'atmosphère ambiante est suffisamment humide (en vase de cultures clos, entre les tiges formant des touffes compactes dans la nature), on voit se former çà et là, le long des tiges et souvent à l'aisselle des feuilles, de nombreux filaments de protonéma aux cloisons obliques ou droites. Leur formation est notablement favorisée quand on couche les tiges sur le substratum ou quand elles s'en trouvent naturellement rapprochées par suite du mode de culture (cultures sur plaques de porcelaine dans des tubes à essais). Nous avons du reste déjà appelé l'attention sur cette question au sujet des rhizoïdes (page 154), mais nous devons maintenant insister sur le rôle reproducteur de ces filaments. Lorsque leurs cloisons sont droites et qu'ils plongent dans le liquide de la culture, ils donnent une grande quantité de propagules ; au contraire, si leurs cloisons sont obliques, ils forment de préférence des bourgeons et des plantules (fig. 7, I. *Phascum cuspidatum*).

Dans cette même espèce, lorsque la nutrition est active, on voit s'organiser sur les tiges, à l'aisselle des feuilles, de vrais bourgeons, qui, par l'allongement des axes, arrivent parfois à être insérés vers le milieu des entre-nœuds (fig. 6. *17*). Ces bourgeons peuvent évoluer en rameaux persistants ou (rarement) en courts rameaux caducs qui produisent sur place des rhizoïdes (fig. 7, II).

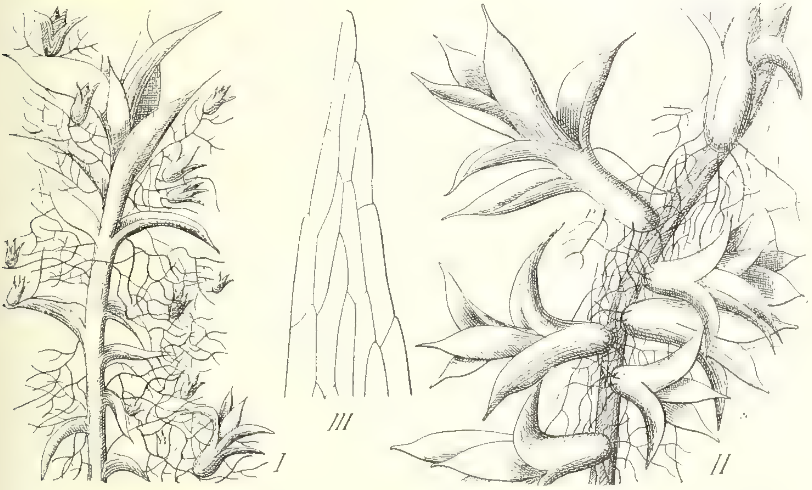


Fig. 7. — Propagation des Mousses. — *Phascum cuspidatum*. I, tige couchée sur un substratum humide ayant donné beaucoup de protonéma adventif sur lequel se sont développées des pousses feuillées. II, jeunes tiges boutures, issues de bourgeons latéraux à la tige (couchée), demi-schématique, gr. 8. III, extrémité d'une feuille, gr. 250.

Enfin, nous avons vu (deux fois, *Phascum*) des tiges se sectionner transversalement en tronçons susceptibles de végéter indépendamment. Le sectionnement s'effectue par le dépérissement des cellules de la pousse sur une certaine longueur de l'axe, mais il n'a jamais lieu d'une façon nette comme chez les Dicranacées (voir la fig. 3, page 8, de l'ouvrage de Correns déjà cité : *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose*).

Il résulte de ces observations que le pouvoir de multiplication de *Phascum cuspidatum* est des plus remarquables et que l'on trouve chez cette espèce des modes de propagation rarement réunis dans une même Mousse.

3° Les Feuilles. — A leur origine, les feuilles, comme nous l'avons déjà mentionné, ont la forme d'une papille élargie à la base; celle-ci, après un cloisement transversal, forme une cellule terminale initiale par un second cloisonnement longitudinal oblique (fig. 7, III). Cette cellule terminale se divise ensuite un grand nombre de fois, alternativement à droite et à gauche, par des cloisons obliques, et les segments détachés, se cloisonnant à leur tour, constituent la plus grande partie de la feuille (une autre partie provient des divisions de la cellule de base de la papille initiale). A aucun moment de leur vie, les feuilles des espèces que nous avons étudiées ne se sont détachées de la tige, comme il arrive chez beaucoup de végétaux supérieurs et aussi chez quelques Mousses dont les feuilles constituent elles-mêmes des propagules.

Arrivées au terme de leur durée, les feuilles se flétrissent sur place : le contenu de leurs cellules s'éclaircit et ne présente plus ni noyaux, ni chloroplastes, ni leucoplastes, mais seulement quelques petites sphérules brunes, renfermant des principes tanniques que l'on peut déceler par l'action des sels ferriques, notamment à chaud. Si l'on compare entre elles les différentes feuilles d'une même tige de Mousse, on voit qu'elles ont une structure particulièrement simple à la base des tiges. Ainsi, chez *Phascum cuspidatum*, ce n'est qu'à la quatrième ou cinquième feuille (vers la partie inférieure) qu'on voit apparaître la nervure médiane et la forme caractéristique du limbe. A partir de ce niveau, toutes les feuilles sont semblables. Les changements de milieu et les agents extérieurs n'apportent que peu de modifications aux feuilles, du moins chez les espèces soumises à nos expériences.

En lumière unilatérale, l'insertion des feuilles n'a pas été troublée comme il arrive chez *Schistostega osmundacea*, où, de radiaire elle devient bilatérale (Cf. Gœbel, *loc. cit.* fig. 116, p. 202) ; tout au plus faut-il signaler de légers changements dans l'orientation du limbe.

La pesanteur n'exerce pas non plus une action bien marquée sur les feuilles ; ainsi, on peut incliner un rameau vers le sol (expérience du pot renversé) sans que les limbes, même jeunes, cherchent à se retourner pour changer de face, comme il arrive chez beaucoup de végétaux en cette circonstance. Chez les Mousses, la tige se montre beaucoup plus plastique et flexible que les feuilles, et c'est elle qui, par ses mouvements, place ces organes dans la position la plus convenable pour l'accomplissement du rôle chlorophyllien; ainsi, dans l'expérience précitée, la tige se recourbe en sens inverse de la pesanteur et rétablit l'orientation normale des feuilles.

Les modifications de structure entraînées par les changements de milieux sont peu importantes et se rapportent presque toutes à la vie aquatique. Il en sera bientôt question (Chapitre V).

D. — LES ORGANES SEXUÉS

1° Conditions de la formation des organes sexués. — Pour la première fois, nous avons réussi à obtenir en milieux stérilisés le développement des organes sexués des Mousses (*Phascum cuspidatum*), en additionnant de peptone la solution nutritive de Marchal (2 gr. pour 1 000), et en éclairant le plus possible les cultures.

Dès le début de l'expérience (germination de mars), les protonémas se firent remarquer par leur vigueur et une teinte foncée, d'un vert olive.

Au 20 septembre, les pousses feuillées étaient dépourvues d'organes sexués, archégones et anthéridies, et occupaient presque entièrement le liquide des cultures, les unes formant un tapis à sa surface, les autres complètement immergées ou implantées sur le papier employé comme substratum solide. Ces plantes étaient beaucoup plus courtes et de teinte plus rouge (taille de 3 à 5 millimètres) que celles n'ayant pas reçu de peptone.

Ayant examiné avec soin, à la même époque et durant le cours des mois d'octobre et de novembre, les tiges les plus développées des autres cultures, notamment les formes très vigoureuses qui avaient puisé un aliment sucré, il ne nous fut jamais possible de constater la moindre ébauche d'organes sexués. Ces faits semblent donc établir que la plante doit disposer de beaucoup d'albuminoïdes pour pouvoir constituer ses organes sexués.

Un certain nombre d'observations tirées du règne animal semblent aussi venir à l'appui de cette manière de voir :

amaigrissement (par autophagie?) des animaux en périodes de crise pendant l'évolution sexuelle, à la puberté, par exemple; avantages d'une nutrition carnée pour déterminer la ponte des œufs chez les oiseaux de basse-cour, etc.

Mais comment accorder ces faits avec la pratique horticole qui consiste à affaiblir dans les espèces fruitières les rameaux qu'on veut mettre à fruits, par pincements, fléchissements vers le sol, etc.? Il est évident que ces traumatismes retardent l'accroissement du système ligneux et rendent disponible une certaine quantité de sève, mais on peut se demander s'ils n'influent pas autant sur la nature que sur la quantité de l'aliment, et, d'après ce que nous savons, nous sommes enclin à supposer qu'il se produit alors quelque enrichissement de la sève en substances albuminoïdes. Ainsi l'action des albuminoïdes sur l'ovogenèse serait un phénomène d'ordre général pour tous les êtres vivants : animaux et végétaux.

2° Morphologie des organes sexués. — Chez *Phascum cuspidatum*, les archégones et les anthéridies sont situés à l'extrémité des pousses feuillées. Sur une même tige, on peut avoir à la fois les organes mâles et les organes femelles ou seulement l'un ou l'autre sexe. Les individus sont donc monoïques ou dioïques ; mais, si l'on considère la plante entière, c'est-à-dire l'ensemble des individus issus d'un même protonéma, elle apparaît comme polygame.

Lorsque la pousse est *bisexuée*, les archégones occupent toujours le sommet de l'axe et les anthéridies sont placées latéralement en dessous, à l'aisselle de l'une des feuilles les plus voisines de ce sommet; en certains cas, elles sont portées par un rameau très court.

Les archégones sont au nombre de 2-8 pour une pousse et présentent des degrés de développement très divers; aussi est-il possible de voir, à côté de très jeunes organes, des archégones prêts à être fécondés (fig. 8, page 170).

Les anthéridies (2-5 par pousse) sont de développement plus égal que les archégones et s'ouvrent plus tardivement, quand elles coexistent avec ces organes sur le même rameau : il y aurait donc protogynie. Archégones et anthéridies sont entremêlés d'un petit nombre (1-5 par groupe d'organes sexuels) de paraphyses cylindriques, courtes, formées de deux ou trois cellules à contenu incolore et placées bout à bout ; ces paraphyses ont donc la forme de simples filaments (fig. 8).

Exceptionnellement, il peut y avoir chez les individus bisexués plusieurs groupements d'organes mâles et femelles. Ainsi, dans un cas, nous avons remarqué 4 archégones à l'extrémité de la tige principale, et, sur un petit rameau latéral bisexué proche du sommet, 3 archégones et 2 anthéridies; dans un autre cas, il y avait : au sommet, 4 archégones, et un peu en dessous, à l'aisselle des feuilles, d'une part, 2 autres archégones, et d'autre part, 3 anthéridies, etc.

Lorsque la pousse est *monosexuée*, les anthéridies se trouvent au sommet des tiges, comme les archégones chez les individus bisexués, et cette constatation plaide en faveur de l'équivalence primordiale des éléments sexuels, ainsi que l'ont établi, pour les animaux, Claude Bernard, Kuss et Duval, etc. A la loupe, et même à l'œil nu, on distingue facilement les plantes mâles des plantes femelles, parce que leurs feuilles supérieures sont plus étroites et forment des bourgeons plus petits et plus denses.

3° Proportion des sexes. — Nous avons examiné un grand nombre d'individus, pris, soit dans l'eau de la culture, soit hors de l'eau, afin de rechercher quelle était la proportion des sexes dans l'un et l'autre cas. Voici les résultats de cette analyse :

1° Sur 50 individus immergés, il y avait :

14	individus	femelles, présentant 12 groupes de 2 archégones et 2 groupes de 3 archégones (nous n'avons compté que les archégones bien développés).
12	—	mâles, présentant 8 groupes de 2 anthéridies, 3 groupes de 3 anthéridies et 1 groupe de 4 anthéridies.
12	—	bisexués, présentant 10 groupes de 2 archégones et 2 de 3 archégones; 8 groupes de 3 anthéridies et 4 de 3 anthéridies.
12	—	stériles (ou n'ayant pas encore développé leurs organes sexuels?).
50		

2° Sur 50 individus à vie aérienne, il y avait :

20	individus	femelles, soit 15 groupes de 2 archégones, 2 groupes de 3 archégones, et 1 groupe de 5 archégones.
13	—	mâles, soit 9 groupes de 2 anthéridies, 2 groupes de 3 anthéridies et 2 groupes de 4 anthéridies.
14	—	bisexués, soit 6 groupes de 2 archégones, 6 groupes de 3 archégones et 2 groupes de 6 archégones; 11 groupes de 2 anthéridies et 3 groupes de 3 anthéridies.
3	—	stériles.
50		

En comparant les deux tableaux qui précèdent, on voit :

1° Que les individus des différents groupes sont en nombre sensiblement égal lorsque la vie est aquatique, mais qu'il n'en est pas ainsi lorsqu'elle est aérienne ;

2° Que la vie aérienne réduit le nombre des pousses stériles, et qu'elle favorise notablement la production des organes femelles.

Ce résultat peut être attribué à une nutrition plus parfaite, plus active, et s'accorde avec une observation que nous avons publiée il y a quelques années (1), relative à la production de fleurs femelles sur les plantes mâles de l'*Hippophae rhamnoides*. Ces fleurs apparaissent, en effet, à l'extrémité des branches, sur les rameaux les plus forts et les mieux nourris, principalement chez les plantes jeunes et d'une vigueur exceptionnelle.

En définitive, dans nos expériences, une nutrition plus intense (culture à l'air) a augmenté la proportion des organes femelles chez *Phascum cuspidatum* ; toutefois, nos constatations n'ont pas porté sur un nombre de cultures et d'espèces assez grand pour que nous puissions conclure d'une façon plus générale, et nous nous proposons de reprendre prochainement l'étude de ce point de notre travail.

4° Structure et développement des anthéridies. — Les anthéridies, au moment de leur ouverture, ont la forme d'un sac ellipsoïde atténué à la base, courtement pédonculé, et long de $0^{mm},25$ environ. Leur développement se fait suivant le mode classique bien connu, et leur structure générale est des plus simples. Cependant, nous devons appeler l'attention sur la forme de leur calotte et leur mode de déhiscence.

---

(1) C. Servettaz, Monographie des Eléagnacées : systématique, anatomie et biologie, p. 144 (*Thèse de Paris*, 1909).

On sait, en effet, que la calotte des anthéridies peut être diversement constituée chez les Bryophytes : monocellulaire chez *Funaria hygrometrica*, elle est pluricellulaire chez *Polytrichum*, *Catharinea*, etc. ; en outre, elle ne s'ouvre pas toujours de la même façon.

Chez *Phascum cuspidatum*, la coiffe est pluricellulaire et formée de 4-8 cellules, comme le montre la figure 8. A la déhiscence, les parois des cellules se gélifient, leur contenu s'atrophie, et leur cuticule, s'ouvrant tantôt par une déchirure latérale plus ou moins grande, tantôt par le détachement d'un lambeau, livre passage à la masse gélatineuse dans laquelle s'agitent les anthérozoïdes. Ceux-ci ont la forme connue à deux cils ; au moment où ils vont se dégager de la cellule-mère, ils sont encore enroulés et se présentent sous la forme d'un anneau très réfringent, d'un diamètre de 1 μ environ ; ils prennent ensuite la forme spiralée, en décrivant deux tours et demi de spire, et tournent rapidement dans un sens ou dans un autre (mouvement du tire-bouchon qu'on enfonce ou qu'on dégage), avec une vitesse de un tour environ à la seconde. Cette vitesse augmente quand on ajoute un peu d'eau tiède à la préparation.

5° Structure et développement des archégones. — L'archégone, chez *Phascum cuspidatum*, comme chez la plupart des Muscinées, présente un col, un ventre et un pied. Sa longueur, quand elle est complètement développée, est environ le double de celle de l'anthéridie, soit de $0^{mm},5$, approximativement.

Le col est formé par la superposition de 4 à 6 rangées de cellules allongées, convexes vers l'extérieur et disposées suivant une spirale faisant un demi-tour environ (fig. 8, I). Son axe est creusé d'un canal très étroit, rempli d'une substance mucilagineuse fixant activement le rouge de ruthénium, et brunissant pendant le dépérissement du col. L'extrémité de celui-ci est recouverte d'une calotte composée de 4-8 cellules dont les parois, à commencer par les lamelles mitoyennes, se gélifient un peu, au moment de l'ouverture du col. Celle-ci s'opère par l'éclatement de la calotte dans sa partie centrale, et les lambeaux, après s'être infléchis sur les côtés en tournant autour d'une légère cuticule comme charnière, finissent par se détacher complètement. Les noyaux de l'oosphère et de la cellule du ventre sont alors des plus nets et des plus faciles à observer, même sans coloration.

Le développement de l'archégone chez les Muscinées, ayant fait l'objet de conclusions diverses, a sollicité spécialement notre attention.

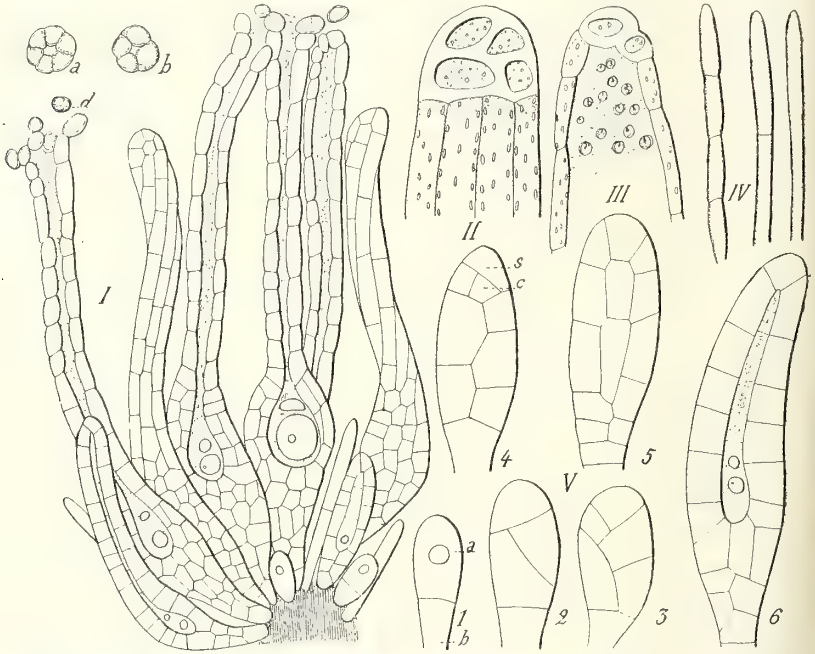


Fig. 8. — Les organes sexués de *Phascum cuspidatum*. — I, groupe d'archégones à l'extrémité d'un tige ; *a* et *b*, coupe transversale du col de l'archégone, gr. 150, II, III, extrémité d'une anthéridie, observée au moment où la déhiscence va se produire : II, aspect extérieur ; III, en coupe, gr. 380 ; V, 1-6, développement de l'archégone, gr. 300.

D'après Gayet (1) l'archégone des Muscinées se développerait comme chez les Hépatiques ; d'autre part, Janczewski (2), Campbell (3), Gœbel (4), ont décrit des processus différents.

---

(1) Gayet, Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées (*Ann. des Sc. nat.*, 8e série, t. III, 1897).

(2) Janczewski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungs-geschichte des Archegoniums (*Bot. Zeitung*, 1892).

(3) D. Campbell, Mosses and Ferns.

(4) K. Gœbel, Organographie der Pflanzen (*loc. cit.*).

Voici donc comment, selon nous, se forme l'archégone chez *Phascum cuspidatum*. La cellule initiale (fig. 8, *1*) se cloisonne transversalement et donne une cellule de pied *a* et une cellule supérieure *b*; la cellule *b* se cloisonne ensuite obliquement un certain nombre de fois (2-5), comme s'il s'agissait de constituer un bourgeon végétatif ordinaire, puis, l'une des cellules placées au-dessous de la cellule terminale se divise tangentiellement et détermine la formation d'une cellule centrale *c* qui, par des cloisonnements basipètes, donne une file de 8 cellules qui seront : *1-4*, les cellules du canal; *5*, la cellule du ventre; *6*, l'oosphère. Par leur division, les cellules placées latéralement forment le col de l'archégone, le ventre et la plus grande partie du pied, la cellule *a* demeurant indivise ou se cloisonnant peu. Le pied est beaucoup plus développé que chez les Hépatiques. Il contient des substances de réserve qui servent au développement du jeune embryon ; il constitue donc pour celui-ci un tissu nourricier remplissant le rôle de l'albumen chez les Angiospermes.

Quant à la cellule terminale *s*, elle peut continuer à se diviser et elle forme la calotte recouvrant l'extrémité du col.

En définitive, le mode de formation que nous venons de décrire se rapproche de celui que Gœbel (*loc. cit.*) a décrit pour *Mnium undulatum* ; toutefois, la cellule centrale *c* se divise beaucoup moins, de sorte qu'on aboutit à une structure très simple, et en somme peu différente de celle qu'on observe chez les Hépatiques (*Marchantia*), mais par un processus évidemment assez distinct.

CHAPITRE III

NUTRITION DES MOUSSES

A. — VALEUR NUTRITIVE DE QUELQUES MÉTAUX ET MÉTALLOIDES

Pour préciser le rôle que jouent certaines substances minérales ou organiques dans la nutrition des Mousses, nous avons utilisé des milieux de cultures très divers et entrepris de nombreuses expériences qui feront l'objet de l'exposé suivant.

Une recherche s'imposait avant toute autre : c'était évidemment de déterminer, pour nos solutions nutritives, le degré de concentration le plus convenable à leur action.

On comprend en effet que l'on ne puisse affirmer qu'une substance contenue dans une solution ne convient pas au développement de la plante, tant que l'on n'a pas démontré que sa concentration n'est ni trop forte ni trop faible.

On connaît déjà la formule de la solution de Detmer : nitrate de calcium, 1 gramme, chlorure de magnésium, $0^{gr},25$; sulfate de magnésium, $0^{gr},25$; phosphate acide de potassium, $0^{gr}, 25$; chlorure ferrique, traces ; eau distillée, 1000. En rendant les premiers nombres de cette formule 57,5 fois plus grands, nous avons obtenu une solution mère à 10 p. 100 de sels ; puis, à partir de cette solution, nous avons établi des séries de concentrations différentes jusqu'à 1 pour 1000. Il a été ainsi préparé, pour chacun des degrés 10 p. 100, 8 p. 100, 4 p. 100, 2 p. 100, 1 p. 100, 9 p. 1000, 8 p. 1000, 7 p. 1000, 6 p. 1000, 5 p. 1000, 4 p. 1000, 3 p. 1000, 2 p. 1000, 1 p. 1000, deux tubes à essais et un Erlenmeyer, Après stérilisation, nous avons ensemencé comme suit (22 mars, *Hypnum purum*): un peu de protonéma, gros comme un grain de millet et exempt de germes, était transporté au fil de platine, soit sur le coton des Erlenmeyer, soit sur le papier des tubes à essais — dans ce dernier cas, à une distance uniforme de un centimètre au-dessus de la surface du liquide. De cette façon, toutes les cultures sont comparables entre elles pour avoir reçu la même quantité de filaments placés identiquement, conditions d'égalité qui ne seraient assurément pas réalisées si l'on procédait par ensemencement de spores. Du reste, celles-ci ne germent pas toujours et les résultats négatifs laisseraient subsister des incertitudes. Ajoutons aussi que quelques filaments du protonéma étaient immergés pour obtenir des développements en milieu liquide.

Voici donc les résultats donnés par ces premières expériences sur les effets de la concentration :

Avec les solutions à 10 p. 100, 8 p. 100, 6 p. 100, les filaments sont décolorés en deux, trois jours, et la mort est complète au bout de huit jours. Les solutions à 4 p. 1000 et à 6 p. 1000 se sont également montrées nocives et ont amené la mort au bout d'un temps plus ou moins long, variant entre quinze jours et deux mois; toutefois, dans ce cas, la plante n'est pas tuée brutalement comme avec les solutions plus concentrées et elle résiste à l'action destructive du liquide ambiant, en modifiant ses membranes qui brunissent peu à peu. Au 17 avril, c'est-à-dire au bout de vingt-six jours, il n'y avait plus de vivantes que les cultures ayant reçu des liquides d'une concentration inférieure à 8 p. 1000. Enfin, il ne resta plus que les cultures correspondant aux solutions contenant moins de 5 grammes de sels par litre, et le développement le plus abondant, qu'il s'agisse de tubes à essais ou d'Erlenmeyer, de filaments immergés ou non, fut atteint avec des concentrations de 3 pour 1000. Avec une teneur de 1 p. 1000, on obtient encore un développement assez bon, surtout dans les Erlenmeyer, mais les pousses feuillées ne se forment que très tard.

En définitive, les Mousses ne végètent bien qu'avec des solutions faiblement salines, et se montrent très sensibles à l'influence de la concentration, puisque celle-ci doit être comprise entre des limites assez étroites, soit entre 1 et 5 p. 1000. Par ces expériences, on voit aussi que les solutions nutritives communément employées pour les plantes vertes, le Detmer, le Knop, à $2^{gr},25$ de sels pour 1000, peuvent très bien convenir à la nutrition des Mousses, mais que la solution de Marchal, à $3^{gr},01$ de sels, est celle qui se rapproche le plus des conditions optima que nous venons de déterminer.

Action du calcium, du potassium, du magnésium, du fer, du phosphore, du chlore, de l'azote, du soufre, sur la nutrition des Mousses. — Pour rechercher la valeur nutritive de certains métaux ou métalloïdes : calcium, potassium, magnésium, fer, phosphore, etc., nous avons préparé des solutions sans calcium, sans potassium, etc., mais ne différant pas autrement, pour le reste de leur composition, d'une solution type (liquide de Marchal). En utilisant également ce dernier liquide, nous avions ainsi des solutions complètes et incomplètes, mais d'un même degré de concentration, ce qui nous permettait, par l'étude comparative des développements obtenus, de juger de l'importance de l'élément supprimé. En résumé, nous avons appliqué la méthode dite de Raulin.

Pour chaque série d'expériences, nous avons employé 4 tubes à essais et deux Erlenmeyer. Les cultures furent commencées à la même date (20-22 mars) et placées dans les mêmes conditions d'éclairement et de température. Comme dans les expériences sur la concentration, le point de départ ne fut point la spore mais de petites masses de protonéma, identiquement placées dans les vases de cultures.

1° Solution sans calcium. — Dans la solution type que nous avons déjà fait connaître, page 114, le sulfate de calcium a été remplacé par le sulfate de sodium. On a donc, par litre, la composition suivante : nitrate d'ammonium, 1 gramme; sulfate de potassium, $0^{gr},5$; sulfate de magnésium, $0^{gr},5$; sulfate de sodium, $0^{gr},5$; phosphate d'ammonium, $0^{gr},5$; sulfate de fer, $0^{gr},01$; potasse caustique à 10 p. 100, jusqu'à complète neutralisation.

Pendant un certain temps, le développement dans la solution sans calcium fut absolument le même que dans la solution complète. Au 25 avril, le protonéma rampant était recouvert d'un beau duvet de protonéma dressé, haut de 3 millimètres environ. Au 19 mai, apparurent les pousses feuillées, à la fois dans les tubes à essais et les Erlenmeyer. Au 12 juin, les pousses avaient un centimètre de longueur et étaient encore très vertes, de part et d'autre; mais, à partir de cette époque, la culture privée de calcium accusa un retard considérable ; ses tiges demeurèrent grêles et devinrent de plus en plus pâles et jaunâtres. Il résulte de cette expérience que les Mousses de nos cultures (*Hypnum purum*) peuvent vivre un certain temps avec de très petites quantités de calcum, mais qu'elles ne sauraient cependant s'en dispenser totalement. Le jaunissement des tiges en l'absence de calcium constitue aussi un fait qui doit être rapproché de la chlorose des vignes dans les sols trop pauvres en calcaire.

2° Solution sans potassium. — La solution sans potassium a été obtenue en remplaçant le sulfate de potassium par le sulfate de sodium dans la solution de Marchal. Elle est donc composée de : nitrate d'ammonium, 1 gramme ; sulfate de sodium, $0^{gr},5$; sulfate de magnésium, $0^{gr},5$; sulfate de calcium, $0^{gr},5$; phosphate d'ammonium, $0^{gr},5$; sulfate de fer, $0^{gr},01$; eau, *q. s.* pour un litre (neutralisation *à la soude*, à 10 p. 100).

Dès le début de l'expérience, les cultures marquent un retard sur celles qui se développent dans la solution complète ou la solution sans calcium. En effet, au 10 mai, ces dernières ont déjà des pousses feuillées, tandis que celles-là montrent seulement un protonéma dressé très court. Les jeunes tiges n'apparurent que vers la fin mai, et, au 12 juin, les meilleures de ces cultures, très souffreteuses elles-mêmes, n'avaient que des pousses chétives, aux feuilles étroites et appliquées contre l'axe. Elles demeurèrent ainsi sans accroissement notable jusqu'en août, moment où elles succombèrent. Les besoins de la plante en potassium sont donc évidents et paraissent plus grands que les besoins en calcium.

3° Solution sans magnésium. — Au sulfate de magnésium de la solution de Marchal (voir page 114) a été substituée une quantité égale de sulfate de sodium. Le développement des cultures a été insignifiant. Au bout d'une quinzaine de jours, tous les protonémas avaient pris une teinte jaune-verdâtre : ils étaient en état de souffrance manifeste, état qui subsista jusque vers la fin mai, et qui se termina par la mort des cultures, du moins dans la partie émergée ; dans le liquide même, la vie se maintint plus longtemps, jusqu'en septembre, mais il ne se forma pas de pousses feuillées ; tout au plus se produisit-il quelques nouveaux filaments. P. Becquerel (*loc. cit.*), d'ailleurs, avait déjà signalé ce rôle essentiel du magnésium dans la nutrition des Mousses. Dernièrement, Bernardini et Morelli (1) ont démontré que, dans la plante verte, le magnésium assure la mobilisation du phosphore des points où cet élément est en réserve vers ceux où s'effectuent les synthèses. Dans ces synthèses, le phosphore est utilisé pour la formation des substances phospho-organiques protoplasmiques, et le magnésium pour la construction de la molécule de chlorophylle. Ainsi donc s'expliquerait ce rôle important du magnésium dans le développement des Mousses.

---

(1) Bernardini et Morelli, Rôle physiologique du magnésium dans les plantes vertes (*Bull. de l'Inst. international d'agriculture*, mars 1912).

Solution sans fer. — Le fer paraît aussi nécessaire que le magnésium. Ainsi, dans une solution sans fer, tous les protonémas périrent au bout de deux mois, après s'être progressivement décolorés. Un très léger duvet de protonéma dressé se développa cependant dans les vases d'Erlenmeyer, vraisemblablement à la faveur des conditions de végétation meilleures dans ces vases que dans les tubes à essais, et aussi de la minime quantité de fer renfermée dans la petite masse de protonéma ayant servi à l'ensemencement.

Nous avons aussi recherché sous quelle forme le fer était préféré par la plante ; pour cela, nous avons introduit ce métal dans la solution de Marchal, à l'aide de deux combinaisons différentes : le sulfate de fer et le perchlorure de fer. Or, ayant comparé les développements obtenus dans l'un et l'autre cas, nous trouvâmes toujours quelque différence en faveur des solutions à perchlorure de fer.

Comme le sulfate de fer est souvent employé dans la pratique agricole pour la destruction des Mousses, nous avons aussi cru utile de déterminer le maximum de concentration de cette substance, au-dessus duquel il n'y a plus de développement possible. A cet effet, nous avons préparé une solution de Marchal renfermant 10 pour 100 de sulfate de fer, puis, par des dilutions successives, nous avons obtenu des liquides contenant

par litre d'eau : 50 gr., 20 gr., 10 gr., 5 gr., 2 gr., 1gr,5, 1 gr., 0gr,8, 0gr,5, 0gr,4, 0gr,3, 0gr,2, 0gr,1, 0gr,05, 0gr,02, 0gr,01.

Avec chacun de ces liquides, nous avons fait des essais de cultures en utilisant du protonéma de *Phascum cuspidatum*, exempt de germes. Les expériences furent commencées le 1er juillet. Au bout d'une dizaine de jours, toutes les cultures renfermant plus de 2 grammes par litre de sulfate de fer (rapidement à l'état de sel ferrique) avaient péri. Les autres cultures, par la suite, se développèrent plus ou moins, mais demeurèrent vivantes. Les premières pousses feuillées apparurent, vers le 15 août, dans les tubes pour lesquels la concentration du liquide était de 0,3, 0,5 et 1 pour 1000, et, à la fin septembre, les tiges les plus longues, les plus vigoureuses, étaient celles qui avaient été alimentées par la solution à $0^{gr},5$ pour 1000 (taille de 8-9 millimètres). De ces expériences, il résulte qu'il y aurait avantage à augmenter la quantité de fer contenue dans la plupart des solutions nutritives classiques, Marchal, Detmer, Knop, ou autres, lorsqu'on les emploie à la culture des Mousses. D'autre part, on voit que des solutions de sulfate de fer à 2 pour 1000 sont suffisantes pour faire périr les protonémas, et que, sous cette faible concentration, elles conviendraient déjà à la destruction des Mousses des prairies, à condition d'être fréquemment appliquées. Dans la pratique agricole, on préfère employer des solutions plus fortes, qui brûlent non seulement les filaments reproducteurs ou nourriciers, mais encore les plantes adultes ; c'est ainsi que divers traités d'agronomie recommandent l'emploi de solutions de sulfate de fer à 10 p. 100. Il se peut qu'en raison de la cherté de la main-d'œuvre, il y ait avantage à procéder ainsi ; cependant, il est certain, que le même résultat pourrait être obtenu par l'emploi de liquides beaucoup moins concentrés, mais répandus en plusieurs fois, à un mois d'intervalle par exemple, jusqu'à ce que les tiges et les feuilles, privées de nourriture par la destruction des rhizoïdes, se trouvent suffisamment anémiées pour cesser de produire tout nouveau filament susceptible de reconstituer la plante. Entre autres avantages, l'emploi de solutions très étendues aurait aussi celui de ménager les plantes qui accompagnent les Mousses : Graminées, Légumineuses, etc., espèces qu'il faut conserver quand il s'agit de prairies. Cependant, si l'on ne tient à faire qu'une seule application de la solution de sulfate de fer, il convient, au préalable, de déterminer, par quelques essais, la concentration suffisante à la destruction des Mousses que l'on a devant soi, car toutes les espèces ne sont pas également résistantes, et il y a intérêt à ne pas forcer les doses en sulfate. C'est ainsi qu'une solution, à 2 p. 100 seulement de sulfate de fer, nous a permis de détruire en une seule fois, sur un pan de mur, un revêtement de *Barbula muralis*, tandis que pour les *Orthotrichum*, des solutions à 15 et 20 p. 100 sont nécessaires pour obtenir le même résultat.

4° SOLUTION SANS CHLORE. — La solution nutritive de Marchal ne contient pas de chlore et convient très bien, comme on le sait, à la nutrition des Mousses ; celles-ci n'auraient donc pas besoin de cette substance.

5° SOLUTION SANS PHOSPHORE. — La solution sans phosphore que nous avons employée contenait par litre : azotate de calcium, 1 gramme ; azotate de potassium, 1 gramme ; sulfate de magnésium, 0gr,5 ; sulfate de fer, 0gr,5. Les différentes phases de l'expérience sont très semblables à celles que nous avons décrites pour des solutions sans magnésium. Au bout d'un certain temps, il y a mort de la culture, et nous devons conclure que le phosphore est indispensable au développement des Mousses, résultat qui était à prévoir, puisque le phosphore figure toujours parmi les éléments constituants du noyau de la cellule, des globoïdes de l'aleurone, des lécithines et des éthers azotés d'acides gras, très répandus dans les plantes.

6° SOLUTION SANS SOUFRE. — Nous avons aussi expérimenté avec une solution sans soufre, ainsi composée : azotate de calcium, 1 gramme ; azotate de potassium, 1 gramme ; chlorure de magnésium, 0gr,5 ; phosphate de potassium, 0gr,5 ; perchlorure de fer, quelques gouttes ; eau, *q. s.* pour un litre.

Cette solution ne convient pas plus que la précédente au développement des Mousses : le soufre est donc bien un élément indispensable à leur formation. On sait qu'il existe dans les végétaux à l'état de combinaison avec les matières azotées.

7° SOLUTION SANS AZOTE. — La solution sans azote que nous avons employée est la suivante : sulfate de potassium, 1 gramme ; phosphate acide de potassium, 0gr,5 ; sulfate de magnésium 0gr,5 ; chlorure de sodium, 0gr,75 ; sulfate de fer, 0gr,25 ; eau, *q. s.* p. 1000 centimètres cubes.

Le développement a été nul ; les cultures ont rapidement perdu leur teinte verte et ont péri dans l'espace d'un mois.

B. — UTILISATION DE L'AZOTE ORGANIQUE

Différents auteurs, depuis quelques années, ont démontré que la plante verte pourrait effectuer ses synthèses sans azote minéral, lorsque, cultivée aseptiquement, l'azote lui est fourni soit par des sels ammoniacaux, soit sous la forme de combinaisons organiques.

Parmi les travaux les plus remarquables relatifs à cette question, il faut citer :

1° *Sur la nutrition à l'aide de solutions ammoniacales*, ceux de Frank (1), Em. Laurent (2), Laurent, Marchal et Carpiaux (3), et surtout le travail plus récent de Mazé (4) : Recherches sur l'influence de l'azote nitrique et de l'azote ammoniacal sur le développement du Maïs — qui résume l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet.

2° *Sur la nutrition à l'aide de substances organiques azotées*, les recherches de Chodat (5), Grintzesco (6), Adjarof (7), sur la nutrition de quelques Algues, de Lefèvre (8) sur l'utilisation des amides, de Lutz (9) sur l'absorption des amines, d'Hutchinson et Miller (10) sur l'emploi de substances organiques diverses, etc.

Nos recherches ont porté sur l'utilisation de la peptone et des sels ammoniacaux.

1° Utilisation des substances organiques azotées. — Chodat, Grintzesco, Adjarof, ont essayé l'emploi de la peptone, avec des résultats très divers, pour la nutrition de quelques Algues. Ainsi, pour *Hormoccocus dissectus*, *Scenedesmus acutus*, etc., la peptone peut constituer une source d'azote susceptible de remplacer l'azote nitrique, tandis que pour *Stichococcus minor*, elle se comporte comme un véritable poison. *Protococcus* sp. n'assimile point la peptone à l'obscurité, mais donne de très beaux développements à la lumière, c'est-à-dire lorsque cette espèce peut, concurremment avec la peptone, utiliser le carbone de l'anhydride carbonique de l'air, etc.

---

(1) Frank, Traduction des recherches de cet auteur sur la nutrition azotée des plantes (*Ann. de la sc. agron.*, t. II, 1888).

(2) Émile Laurent, Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de solutions organiques. Bruxelles, 1888.

(3) Laurent, Marchal, Carpiaux, Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures, 1896.

(4) Mazé, Recherches sur l'influence de l'azote nitrique et de l'azote ammoniacal sur le développement du Maïs (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. XIV, 1900).

(5) R. Chodat, Étude critique et expérimentale sur le Polymorphisme des Algues. Genève, 1909.

(6) J. Grintzesco, Recherches expérimentales sur la Morphologie et la Physiologie de *Scenedesmus acutus* Mey. Genève, 1902.

(7) M. Adjarof, Recherches expérimentales sur la Physiologie de quelques Algues vertes. Genève, 1905.

(8) J. Lefèvre, Sur le développement des plantes à chlorophylle à l'abri du gaz carbonique (*Revue gén. de botanique*, t. XVIII, 1896).

(9) Lutz, Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. I, 1898).

(10) Hutchinson et Miller, Assimilation directe par les plantes supérieures de l'azote de diverses substances organiques (*Bull. de l'Inst. international d'agriculture*, avril 1912).

Pour nos expériences, nous avons ajouté à la solution sans azote (page 178), de la peptone, dans les proportions de 5 p. 100, 2 p. 100, 1 p. 100, 5 p. 1000, 2 p. 1000, 1 p. 1000, et, pour chaque degré de concentration, nous avons préparé 4 tubes à essais. En gélosant ces mêmes milieux, nous avons aussi constitué une deuxième série de cultures.

En milieu liquide, les résultats ont été les suivants :

1° Peptone à 5 p. 100 : les cultures ont été complètement anéanties au bout de 3-4 jours (filaments décolorés) ;
2° — 2 p. 100 : même résultat au bout de 6-8 jours.
3° — 1 p. 100 : — — 10-12 —
4° — 5 p. 1000 : — — 12-15 —
5° — 2 p. 1000 : les cultures demeurent vivantes.

Dans ces dernières conditions, les cultures se développent d'une façon parfaite, et les filaments du protonéma prennent une teinte verte (vert olive) plus foncée que dans les tubes témoins à solution de Marchal (à azote nitrique). Au 25 avril (ensemencement du 1er avril), le protonéma dressé a une hauteur de 2 millimètres, et aussitôt commence la formation des pousses feuillées; celles-ci ont 3 millimètres au 10 mai, et de 5 à 6 millimètres au 10 juin, moment où elles atteignent leur taille définitive. Elles ne deviennent donc jamais aussi grandes que celles qui disposent d'azote nitrique, mais, par contre, elles ont formé, comme nous le savons, des organes sexuels (en août-septembre), propriété qui ne s'est jamais manifestée dans nos autres cultures en milieux stérilisés.

Nous nous sommes du reste, longuement arrêté sur cette question dans un chapitre précédent (Organes sexués).

Quant aux résultats relatifs aux solutions à 1 p. 1000 de peptone, on peut les confondre avec ceux que nous venons de rapporter pour les solutions à 2 p. 1000.

Avec les géloses peptonées, on n'obtient de bons développements que pour de très faibles proportions en peptone; la teneur de 2 p. 1000, qui convient très bien aux cultures en milieux liquides, paraît elle-même trop forte, et il faut arriver à 1 p. 1000 de peptone pour que la plante s'accroisse avec vigueur. Les cultures sur milieu solide sont moins abondantes et beaucoup plus tardives que celles venues par l'emploi de milieux liquides.

En résumé, la peptone peut être une source d'azote pour les Mousses, et, chez ces végétaux, elle intervient avantageusement pour la formation des organes sexués.

2° **Utilisation de l'azote ammoniacal.** — Nos essais de cultures ont été faits avec une solution qui contenait par litre : phosphate d'ammonium, 1 gramme; sulfate d'ammonium, $0^{gr},5$; sulfate de magnésium, $0^{gr},5$; sulfate de potassium, $0^{gr},5$; sulfate de calcium, $0^{gr},5$; chlorure ferrique, quelques gouttes. Cette solution a été aussi employée diluée à 1/2, 1/3 et 1/4. Mousses étudiées : *Amblistegium riparium* et *Phascum cuspidatum*. Les expériences furent commencées le 1er juillet.

Pour ces deux espèces de Mousses, la solution non étendue s'est montrée impropre et a déterminé la mort des cultures au bout d'un mois; les solutions diluées ont, au contraire, permis des développements variables. Les résultats furent assez différents, d'une espèce à l'autre. Chez *Phascum cuspidatum*, c'est la dilution à 1/3 qui a été la plus favorable à la plante. Ainsi, au 15 octobre, on avait, par l'emploi de cette solution, des pousses feuillées de 4 millimètres environ, et seulement du protonéma avec la solution de concentration 1/2.

Chez *Amblistegium*, l'avantage passe à la solution 1/2, avec des pousses de 12-15 millimètres, tandis que les tiges ne dépassent pas 3 ou 4 millimètres avec les dilutions à 1/3 et à 1/4.

Si l'on compare maintenant les résultats obtenus avec les solutions ammoniacales à ceux que donne la solution de Detmer, à azote nitrique, on constate que les premières sont plus favorables à la plante. La conclusion est particulièrement nette avec les *Amblistegium*, dont les tiges s'allongent beaucoup plus que celles des *Phascum*. Ainsi, aux pousses de 12-15 millimètres que nous venons de signaler chez les *Amblistegium* pour des cultures alimentées en azote ammoniacal, ne s'opposent que des pousses de 8-10 millimètres, lorsqu'on emploie le Detmer, et pour des cultures du même âge. Peut-être est-ce aussi à l'azote ammoniacal qu'elle contient (azotate d'ammonium et phosphate d'ammonium) que la solution de Marchal doit ses propriétés particulièrement avantageuses pour les cultures de Mousses.

Donc, pour conclure : des solutions nutritives renfermant de 100 à 200 milligrammes d'azote ammoniacal par litre peuvent fournir aux Mousses l'azote nécessaire à leur développement ; ces végétaux semblent même préférer, dans ces conditions de concentration, l'azote ammoniacal à l'azote nitrique.

Quant aux insuccès souvent constatés dans la pratique agricole, pour les plantes de grande culture, à la suite de l'emploi du sulfate d'ammoniaque comme engrais, on peut présumer qu'ils sont dus à des excès de concentration de cette substance dans les liquides du sol. Mazé (*loc. cit.*), a constaté que cette concentration ne devait pas dépasser 0,5 p. 1000 pour le Maïs, et, après une étude de la question, a conclu que le sulfate d'ammoniaque était un bon engrais, mais qu' « il faut savoir l'employer ».

C. — ASSIMILATION DU CARBONE A L'ÉTAT ORGANIQUE

Les travaux de Laurent (1), Molliard (2), Mazé (3), Perrier (4), Lefèvre (5), Chodat (6), etc., pour ne pas parler des recherches antérieures où les conditions de fermentation n'étaient pas écartées, nous prouvent que les plantes vertes peuvent absorber un grand nombre de substances organiques solubles et dialysables, même par leurs racines, notamment les sucres. On conçoit qu'un sucre, une fois introduit dans la plante, y joue le même rôle que lorsqu'il est produit par l'assimilation chlorophyllienne. Il vient même, dans ce cas, augmenter la provision de ce sucre et, par conséquent, activer la végétation.

---

(1) J. Laurent, Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes (*Revue gén. de botanique*, 1904).

(2) M. Molliard, Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Revue gén. de botanique*, t. XIX, 1907).

(3) Mazé, L'humus et l'alimentation carbonée de la cellule végétale (*Revue gén. des sc.*, n^{os} 4 et 5, 1905).

(4) Mazé et Perrier, Recherches sur le mode d'utilisation du carbone ternaire par les végétaux et les microbes (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. XVIII, p. 277, 1904). — Recherches sur l'assimilation de quelques substances ternaires par les végétaux à chlorophylle (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. XVIII, p. 721, 1904).

(5) J. Lefevre, Sur le développement des plantes à chlorophylle à l'abri du gaz carbonique (*Revue gén. de botanique*, t. XVIII, 1896).

(6) R. Chodat, Des conditions déterminant le parasitisme chez les Algues

D'autres substances organiques que les sucres peuvent aussi passer directement du milieu extérieur dans la plante verte, et la vie de celle-ci se trouve ramenée jusqu'à un certain point au saprophytisme.

Il était donc intéressant de rechercher si les Mousses, comme quelques plantes déjà étudiées, étaient, elles aussi, capables de prendre leur nourriture carbonée ailleurs qu'aux dépens de l'anhydride carbonique de l'air, de suivre, dans ce cas, les modifications apportées à la plante par un état plus ou moins saprophytique, et enfin, de recueillir, si possible, quelques faits susceptibles d'éclairer la question si complexe de l'utilisation directe des engrais organiques par les végétaux chlorophylliens.

A cet effet, nous avons réalisé un certain nombre de cultures sur milieux gélatinés, glucosés, sucrés ou non, à la lumière ou à l'obscurité, ou bien en milieux nutritifs liquides renfermant différentes substances organiques. Voici ces expériences :

1° Cultures sur gélose additionnée de solution de Marchal (1,5 p. 100 de gélose). — Nous savons déjà que les germinations s'effectuent très bien sur ce milieu. Il y a avantage à l'incliner à l'intérieur des tubes, car les spores se répandent alors sur une plus grande étendue, et il est facile de leur appliquer les méthodes de triage employées en Bactériologie. Par repiquage, on arrive ainsi à obtenir des cultures rigoureusement pures.

Au début de la germination, les filaments issus des spores

(*Bull. Herbier*, Boissier, 1903). — Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme de quelques Algues vertes, 1905.

sont très verts et rampent à la surface du substratum, puis ils évoluent assez différemment, suivant les espèces.

Chez *Amblistegium riparium*, le protonéma tend à demeurer rampant ; quelques filaments seulement pénètrent légèrement dans la gélose, et il se forme de nombreuses pousses feuillées aériennes ; quant aux tiges entièrement incluses dans la gélose, elles sont très rares.

Toutes ces plantes sont très frêles et s'allongent remarquablement ; au 20 octobre (germinations d'avril), certaines d'entre elles mesuraient 4 et 5 centimètres de longueur.

Chez *Funaria hygrometrica*, le protonéma offre des tendances opposées : il cherche à pénétrer le plus possible dans la gélose même, et très peu de filaments s'élèvent dans l'air. Les ramifications du protonéma rampant se font presque uniquement du côté du substratum et s'enfoncent à son intérieur, où elles constituent un lacis épais donnant des bourgeons, évoluant ensuite en tiges feuillées. Dans le cas représenté par la Planche IV, tube 1 (lumière unilatérale), ces tiges ne se sont formées que du côté le plus éclairé et se sont orientées dans la direction de la lumière.

Chez *Phascum cuspidatum*, le développement se fait à la fois dans l'air et dans la gélose, comme le montre la culture du tube 4 de la Planche II. Les chiffres inscrits sur le tube indiquent, de huit en huit jours, la limite des accroissements du protonéma inclus dans la gélose, du 1^er^ juillet au 20 septembre. On voit ainsi que les accroissements sont plus grands en juillet qu'en août, vraisemblablement en raison d'une température plus élevée (année 1912, mois d'août pluvieux). On ne peut invoquer, pour le mois d'août, un ralentissement occasionné par un manque d'air résultant d'un enfoncement plus grand de la culture, car on voit qu'en septembre l'allongement redevient presque aussi grand qu'en juillet. En comparant les différents agrandissements de cette culture aux courbes d'un thermomètre enregistreur, nous avons en outre constaté que le maximum de développement correspondait bien toujours aux températures les plus élevées. Quant aux pousses feuillées, les unes s'élèvent dans l'air, tandis que les autres se développent en pleine gélose. Dans la figure de la Planche IV, les tiges aériennes paraissent brisées parce qu'elles sont inclinées dans la direction de la lumière, et que le tube a été retourné à un moment donné pour empêcher leur contact avec le verre.

Les poussées feuillées incluses dans la gélose ne commencent à apparaître que sur les filaments âgés d'un mois environ, et seulement si la chaleur est suffisante ; c'est ainsi que la formation des pousses feuillées fut interrompue dans nos cultures durant le mois d'août 1912, lequel demeura d'une température peu élevée.

Les modifications apportées par le milieu gélose seront examinées ultérieurement, quand il sera question des adaptations ; cependant, en négligeant les détails anatomiques, nous pouvons faire connaître, dès maintenant, que les cultures sur gélose sont moins vertes, ont des feuilles moins grandes, des entre-nœuds plus allongés que celles obtenues avec de simples solutions nutritives minérales. Leur développement est également plus lent, mais, en fin de compte, on obtient des pousses au moins aussi longues.

Les différentes parties du corps de la Mousse arrivent donc à s'épanouir dans la gélose, et l'on est tenté de supposer qu'elles peuvent s'en nourrir, quand on constate la facilité avec laquelle prennent place protonéma et pousses feuillées, et sans déterminer le moindre fendillement du substratum, même quand il est très ferme et la culture abondante. Voulant nous faire une opinion sur cette question, nous avons placé une culture sur gélose nutritive dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique, de façon à obliger la plante, si possible, à utiliser le carbone de la gélose.

Pour réaliser cette expérience, nous avons pris une éprouvette à pied, d'une capacité d'un demi-litre environ, au fond de laquelle était de l'eau de baryte, sur une hauteur de 7 à 8 centimètres environ ; puis nous l'avons fermée avec un bouchon de caoutchouc auquel nous avons suspendu deux tubes de cultures, l'un sur gélose, l'autre sur milieu de Marchal (témoin). L'expérience, commencée le 1^er^ novembre, ne permettait pas encore de conclure au 1^er^ janvier suivant. En effet, nos cultures étaient déjà très développées au moment où elles furent mises en observation, et il faut savoir que les Mousses peuvent vivre pendant un temps très long, par autophagie, certaines parties de la plante se désorganisant et servant ensuite d'aliment aux nouvelles formations.

Dans ces conditions, toutes nos cultures disposaient donc en elles-mêmes d'une certaine quantité de substances carbonées dont les effets sont venus masquer les résultats attendus de l'expérience. Celle-ci devra donc être reprise, mais en partant de très petites quantités de protonéma.

2° Cultures sur gélatine additionnée de solution de Marchal. — Cultures sur gélatine et gélose seules. — Sur gélatine nutritive, on obtient encore de bons développements, mais la solubilisation du substratum est ici évidente. En effet, au bout d'un certain temps, on voit la gélatine se creuser légèrement au pied des pousses. Celles-ci sont moins vertes, un peu plus grêles même, que celles que l'on observe dans les cultures sur gélose, et l'on peut présumer que ce fait tient à leur état de vie plus ou moins saprophytique.

Sur gélatine seule, le protonéma se développe pendant quelque temps, en donnant des filaments vert jaunâtre, puis il dépérit au bout de deux mois environ.

Sur gélose seule, les résultats sont sensiblement les mêmes, sauf que la mort de la plante semble se produire un peu plus hâtivement.

La gélatine et la gélose seules ne peuvent donc suffire à alimenter le protonéma des Mousses.

3° Cultures sur milieux sucrés ou renfermant différents hydrates de carbone. — A. Première série d'expériences. — Différents travaux sur la nutrition des Algues (Matruchot et Molliard (1), Charpentier (2), Chodat (*loc. cit.*), etc. nous ayant appris que certaines Algues se développaient très bien dans des solutions nutritives additionnées de 2 p. 100, 3 p. 100, et même plus, de différents sucres ou hydrates de carbone, nous avons entrepris une première série d'expériences sur l'utilisation du carbone organique, en faisant intervenir ces corps en proportions supérieures à 1 p. 100. Dans ces conditions, les résultats, d'une façon générale, furent négatifs, car les protonémas de Mousses ne peuvent vivre dans des milieux de concentration aussi élevée.

---

(1) L. Matruchot et M. Molliard, Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif (*Revue gén. de botanique*, t. XIV, p. 193 et suiv., 1902).

(2) F.-G. Charpentier, Recherches sur la physiologie d'une Algue verte (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, XVII, n° 12, 1897).

Voici ces expériences ; elles furent commencées le 22 mars :

A la solution de Marchal, nous avons ajouté, dans la proportion de 2 p. 100, les sucres ou hydrates de carbone suivants : glucose, lévulose, saccharose, maltose, lactose, mannose, dextrine, empois d'amidon, inuline, gomme arabique. Pour le glucose, furent en outre préparées des solutions à 3 p. 100, 4 p. 100, 5 p. 100, 6 p. 100 et 8 p. 100.

Comme nous venons de le dire, les cultures alimentées par des sucres ne donnèrent aucun développement et commencèrent à dépérir au bout de dix à quinze jours en brunissant leurs membranes. Au bout de deux mois et demi, au 12 juin, il n'y avait plus de vivantes que les cultures ayant reçu du saccharose ou du maltose. Celles-ci donnèrent par la suite un peu de protonéma dressé et quelques courtes pousses feuillées (*Hypnum purum*), mais leur végétation demeura souffreteuse. Toutefois, il faut remarquer cette plus grande tolérance vis-à-vis du saccharose et du maltose, eu égard aux autres sucres. Pour l'explication de ce fait, peut-être faudrait-il faire intervenir la considération du poids moléculaire élevé de ces substances, qui, pour une masse déterminée, contiennent environ deux fois moins de molécules que le glucose et le lévulose.

Voyons maintenant les cultures qui se développèrent davantage.

Dextrine à 2 p. 100. — Du 22 mars, date de l'ensemencement, au 22 avril, la petite masse de protonéma originelle demeure à peu près sans changements ; pendant le mois suivant, elle grossit légèrement et s'étend sur le substratum, mais en prenant une teinte vert jaunâtre. En mai, la culture continue à s'étendre en surface et l'on voit apparaître les premiers filaments dressés ; en juin, le nombre de ces filaments s'accroît ; ils s'enchevêtrent en tous sens, en se recourbant vers le substratum ; ils brunissent leurs membranes, et l'ensemble de la culture a la forme d'un buisson de ronces très touffu ; enfin, vers le 10 juillet, sortent les tiges feuillées ; elles sont de teinte jaune vert pâle et s'accroissent lentement pendant tout l'été. En octobre, elles mesurent de un à un centimètre et demi, c'est-à-dire qu'elles sont de deux à quatre fois moins longues que les tiges nourries par la solution sans dextrine. Cette substance semble donc retarder le développement par sa présence ; elle est sans doute peu assimilable par la Mousse (*Hypnum*) dans ces conditions de concentration. A l'obscurité (cultures privées de lumière pendant un mois, en août), son action nutritive demeure très faible, les pousses deviennent très pâles, jaunâtres, et s'accroissent peu.

Empois d'amidon à 2 p. 100. — Mêmes observations que pour la dextrine ; seulement l'accroissement est encore plus lent, surtout au début ; les tiges feuillées ne sont apparues qu'en août.

Inuline à 2 p. 100. — Le développement est encore beaucoup plus retardé qu'avec la dextrine ou l'empois d'amidon. Au début de l'expérience, le protonéma s'étend en surface, comme d'ordinaire, mais bientôt cette extension s'arrête et les filaments se groupent de façon à constituer une petite masse élevée, conique, roussâtre, dont l'accroissement est des plus lents. Au 15 décembre, cette masse n'était guère plus grosse qu'un grain de blé et n'avait pas encore fourni de pousses feuillées.

Gomme arabique à 2 p. 100. — Le développement est beaucoup plus actif qu'avec les substances précédentes ; cependant il présente un léger retard sur les cultures n'ayant reçu que la solution de Marchal simple. Les premières pousses feuillées apparurent vers le 15 juin. Elles étaient particulièrement grêles et d'un vert très léger, un peu jaunâtre.

Glucose à 10 p. 1000, 8 p. 1000, 5 p. 1000, 4 p. 1000, 2 p. 1000, 1 p. 1000. — Les solutions à 2 p. 100 de glucose s'étant montrées impropres au développement des Mousses, nous avons recherché s'il existait pour cette substance quelque concentration susceptible de favoriser la végétation. A cet effet, nous avons constitué (15 avril) une série de cultures avec des solutions glucosées à 10, 8, 5, 4, 2, 1 p. 1000. Or, toutes ces cultures se sont développées avec beaucoup plus de vigueur que les témoins n'ayant pas reçu de glucose, surtout celles qui correspondaient aux teneurs de 8 p. 1000 et de 5 p. 1000. Ces constatations devaient nous servir de base pour une deuxième série d'expériences où toutes les substances sucrées fournies comme aliment interviendraient dans la proportion de 0,5 p. 100.

B. Deuxième série d'expériences. — Toutes les matières organiques employées dans la première série d'expériences furent de nouveau ajoutées à la solution de Marchal dans la proportion de $0^{gr},5$ p. 100, et des quantités bien mesurées du liquide nutritif furent introduites dans les vases de culture, en vue d'analyses exactes (du moins pour les sucres) : 50 centimètres cubes dans les Erlenmeyer et 10 centimètres cubes dans les tubes à essais. Les ensemencements ont été faits avec du protonéma de *Phascum cuspidatum*, du 15 au 20 mai, c'est-à-dire pendant cinq jours consécutifs, de façon à pouvoir faire toutes les analyses des liquides de cultures au bout d'une même durée de végétation (du 20 au 25 septembre).

Glucose à 0,5 p. 100. — Les photographies de la Planche I montrent les différences de développement obtenues au bout de quatre mois (20 mai-20 septembre), d'une part avec une solution de Marchal simple, d'autre part avec la même solution additionnée de 0,5 p. 100 de glucose. Les pousses du flacon de droite (avec glucose) sont plus grandes, plus vigoureuses, plus garnies de feuilles que celles du flacon de gauche (sans glucose) ; d'autre part, on voit qu'elles sont plusieurs fois ramifiées, ce qui leur donne la forme de pyramides reposant sur la pointe, caractère que nous n'avons jamais retrouvé dans nos autres cultures.

Le protonéma, lui aussi, se développe rapidement en houppes très fournies au sein des liquides glucosés. Quant à la coloration de ces filaments et des pousses feuillées, elle peut paraître aussi verte et même parfois plus verte que chez les plantes n'ayant pas reçu de glucose, cela surtout au début de la végétation ; mais, à mesure que la durée de la culture augmente (chez les pousses feuillées), le vert des feuilles s'atténue, se mélange d'un peu de jaune et devient manifestement plus faible que lorsqu'il n'y a pas de glucose. Ainsi, les feuilles des plantes du flacon de droite, Planche I, ont des teintes correspondant aux numéros 2 et 3 de la gamme donnée par Matruchot et

Molliard dans leur étude sur les variations de structure d'une Algue verte (1), tandis que les plantes témoins ont une couleur qui prendrait place entre les numéros 3 et 4 de la même gamme. En outre, il faut remarquer que les filaments et les pousses ayant assimilé du glucose sont tellement denses et touffus qu'ils paraissent, au premier coup d'œil, toujours plus verts qu'ils ne le sont en réalité ; mais, en se servant de la loupe ou du microscope, on juge mieux de leur véritable teinte, et il est alors parfaitement visible qu'ils sont moins colorés que les organes correspondants des plantes n'ayant pas reçu de sucre. De même, en passant en revue la série complète des cultures obtenues en présence du glucose, nous avons constaté que la décoloration était manifestement plus grande pour les cultures avec 10 p. 1000 de glucose que pour les cultures à 1 p. 1000. Les faits sont donc très nets : le glucose, à la lumière, empêche la formation de la chlorophylle, bien qu'il favorise le développement total de la plante.

Lévulose, lactose, maltose, saccharose, dextrine, empois, gomme arabique, inuline à 0,5 p. 100. — L'addition de lévulose, de lactose, de maltose et de saccharose, à 0,5 p. 100, à la solution de Marchal a manifestement favorisé la végétation. Avec le lévulose, les résultats sont en tout point identiques à ceux que donne le glucose. Le lactose, le maltose et le saccharose agissent plus lentement et avec moins d'intensité que le glucose : les plantes s'accroissent moins vite et sont toujours plus vertes. Il faut aussi remarquer que le brunissement des membranes est accéléré par la présence de ces sucres, lesquels s'accumulent parfois d'une façon anormale à la surface du substratum (papier), par suite de l'évaporation qui s'y effectue, à tel point qu'ils peuvent même y cristalliser.

On comprend que ces faits secondaires de condensation puissent troubler complètement la marche des expériences, et, lorsqu'on veut être sûr de se trouver dans des conditions comparables pour l'interprétation des faits, il vaut mieux s'adresser aux cultures immergées, pour lesquelles la composition de l'aliment est plus fixe.

---

(1) L. Matruchot et M. Molliard, Variations de structure d'une Algue verte, (*Revue générale de botanique*, tome XIV, planche VIII, 1902).

A l'analyse, on voit que le saccharose n'est interverti qu'au fur et à mesure de son utilisation. C'est ainsi que la liqueur de Fehling ne montre aucune trace de glucose dans les cultures renfermant du saccharose. Pour doser la quantité de saccharose absorbée, il faut donc procéder à l'interversion de ce sucre.

Nous résumons ainsi nos analyses sur l'utilisation des sucres, pour une durée de végétation de quatre mois (mai-septembre) :

SUCRES.	QUANTITÉ PRIMITIVE.	VASE DE CULTURE.	DURÉE de la culture.	SUCRES DÉTRUITS.
	gr.			
Glucose.......	0,25	Erlenmeyer.	4 mois.	0gr,07 soit 28 p. 100
Glucose.......	0,05	T. à essais.	—	0gr,01 — 20 —
Lévulose......	0,25	Erlenmeyer.	—	0gr,065 — 26 —
Lactose.......	0,25	—	—	0gr,01 — 4 —
Maltose.......	0,25	—	—	0gr,005 — 2 —
Saccharose....	0,25	—	—	0gr,012 — 5 —

Ce tableau confirme notre précédente remarque, à savoir que les disaccharides sont moins utilisés que les monosaccharides ; d'autre part, de tous ces sucres, c'est le maltose qui a été le moins consommé.

Quant aux hydrates de carbone : dextrine, empois, gomme arabique à 0,5 p. 100, ils retardent encore un peu la végétation, et il faut arriver à des concentrations très faibles, de 1 à 2 p. 1000, pour que ces substances deviennent profitables aux Mousses. L'inuline ne paraît pas assimilée quelle que soit sa proportion dans les milieux de cultures employés.

En résumé, *à la lumière* : 1° les sucres sont assimilés en l'absence de toute autre substance organique (on sait que pour Beyerinck l'assimilation des sucres ne se ferait bien qu'en présence de la peptone) ; 2° pour qu'ils favorisent le développement des Mousses, leur concentration ne doit pas dépasser 1 p. 100 ; la teneur de 2 p. 100 est nettement nocive aux cultures, surtout quand il s'agit du glucose ; 3° la plante asssimile de préférence les sucres les plus réducteurs ; 4° le saccharose est interverti au fur et à mesure de sa consommation ; 5° les Mousses peuvent donc prendre une partie de leur carbone ailleurs qu'à l'anhydride carbonique de l'air, puisqu'elles utilisent les sucres des solutions nutritives. Dans ce cas, la vie saprophytique entraîne pour la chlorophylle un appauvrissement qui est d'autant plus accentué qu'il y a plus de sucres dans le milieu nutritif. La chlorose, qui peut dépendre de causes diverses, est ici la conséquence d'un changement dans la nutrition de la plante et de son adaptation à un état plus ou moins saprophytique ; 6° les hydrates de carbone : dextrine, empois, inuline, gomme arabique, sont tolérés à la dose de 2 p. 100, mais apportent toujours un retard notable à la végétation, notamment l'inuline.

Pour que ces substances, l'inuline exceptée, soient avantageuses pour la plante, elles ne doivent entrer dans les solutions nutritives que sous des proportions minimes, de 1 à 2 p. 1000 environ. L'inuline ne conviendrait pas à la nutrition des Mousses.

C. Troisième série d'expériences. Cultures a l'obscurité. — Le glucose est-il assimilé à l'obscurité ainsi qu'à la lumière, et, dans ce cas, favorise-t-il encore le développement? Autrement dit, l'assimilation chlorophyllienne faisant défaut, la plante peut-elle prendre au glucose le carbone qui lui est nécessaire ? Assimile-t-elle aussi dans ces conditions le carbone de la gélose et de la gélatine ; préfère-t-elle ce carbone à celui des sucres ? Le verdissement a-t-il encore lieu à l'obscurité ? Est-il augmenté ou diminué par la présence du glucose ?

C'est pour répondre à ces différentes questions que nous avons entrepris une troisième série d'expériences, comportant des cultures en milieux liquides, en milieux solides gélatinés ou gélosés, glucosés à 0,5 p. 100 ou non glucosés, placées à la lumière ou à l'obscurité. D'où les séries de cultures suivantes, comprenant chacune un Erlenmeyer et deux tubes à essais :

1° *Cultures sur milieux liquides.*

A. Sans glucose........	A la lumière, série 1. A l'obscurité, série 2.
B. Avec glucose........	A la lumière, série 3. A l'obscurité, série 4.

2° *Cultures sur milieux gélosés.*

C. Sans glucose........	A la lumière, série 5. A l'obscurité, série 6.
D. Avec glucose........	A la lumière, série 7. A l'obscurité, série 8.

3° *Cultures sur milieux gélatinés.*

4 séries analogues aux précédentes, soient les séries 9, 10, 11, 12.

Les séries de numéros pairs sont donc placées à l'obscurité, et les séries de numéros impairs à la lumière (témoins).

En comparant entre elles les cultures ayant grandi à la lumière, on retrouve tout d'abord les résultats exposés à la suite des deux premières séries d'expériences, à savoir que le glucose favorise partout le développement et qu'il décolore plus ou moins la chlorophylle ; en outre, on constate que sur gélose nutritive, avec ou sans glucose, les cultures se développent moins vite que sur les milieux correspondants liquides (plus grande difficulté pour la plante à se procurer de l'eau) ; d'autre part, ces cultures sur gélose sont plus vertes et paraissent plus vigoureuses que celles ayant poussé sur gélatine.

Si l'on examine maintenant les cultures placées à l'obscurité (six semaines environ, du 10 août au 20 septembre), on voit : 1° que seules se sont nettement développées et sont demeurées vivantes, celles qui ont disposé de glucose ou de gélatine dans leur substratum ; 2° que les autres cultures ont péri, mais souvent après avoir donné quelque développement de protonéma (la tache initiale s'est agrandie). Il est à remarquer, en effet, que le protonéma de Mousse peut vivre un certain temps par autophagie, les parties anciennes servant après leur mort à la formation de nouveaux filaments. Il importe donc, pour la précision des expériences, de n'ensemencer qu'une faible quantité de protonéma. Malgré cette précaution que nous avons peut-être insuffisamment prise, nous devons reconnaître que quelques-unes des cultures sur gélose seule n'étaient pas complètement mortes au moment où nous les avons examinées, et il demeure quelque incertitude au sujet de l'utilisation possible de la gélose ; 3° que les cultures en milieux liquides glucosés sont plus prospères que sur milieux solides glucosés ou non, ce que nous avions déjà constaté à la lumière ; 4° que le développement est plus grand sur les milieux gélatinés glucosés que sur ceux qui ne sont pas glucosés, ce qui prouve que la plante préfère prendre le carbone au glucose plutôt qu'à la gélatine ; 5° qu'à l'obscurité, les tiges feuillées allongent leurs entre-nœuds et donnent naissance à quantité de filaments de protonéma adventif, à membranes brunâtres, et dirigés pour la plupart en sens inverse de la pesanteur (fig. 9, IV, page 205) ; 6° enfin, qu'un peu de chlorophylle se forme à l'abri de la lumière. Les tiges et les filaments du protonéma qui ont vécu à l'obscurité ont une teinte vert jaunâtre et sont d'autant moins verts que la culture a été privée plus longtemps de la radiation lumineuse.

Cette formation de la chlorophylle à l'obscurité n'est pas un fait nouveau et a été maintes fois constatée avant nos recherches, notamment par : Artari (1) pour les gonidies de *Xantoria parietina* et de *Gasparinia murorum*, Radais (2) pour *Chlorella vulgaris*, Matruchot et Molliard (*loc. cit.*) pour *Stichococcus bacillaris*, Etard et Bouilhac (3) pour un *Nostoc*, Grintzesco (*loc. cit.*) pour *Scenedesmus acutus*, etc., et par Flahault (4), d'Arbaumont (5), chez quelques végétaux supérieurs. Toutefois, les expériences de J. Friedel (6) laissent supposer que l'obscurité complète n'a peut-être pas toujours été réalisée dans cet ordre de recherches.

En résumé, les Mousses peuvent se développer pendant un certain temps à l'obscurité quand on leur fournit le carbone à l'état organique, sous forme de glucose ou de gélatine, par exemple. Dans ces conditions, les plantes prennent les caractères communs aux plantes étiolées : allongement des entre-nœuds, amincissement des membranes, etc., et, fait intéressant, elles verdissent légèrement, même en l'absence totale de lumière.

---

(1) Artari, Untersuchungen über die Entwickelung und Systematik einiger Protococcoïdien (*Bull. de la Soc. imp. des naturalistes de Moscou*, n° 2, p. 39, 1892).

(2) Radais, Sur la culture d'une Algue verte ; formation de la chlorophylle à l'obscurité (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris*, t. CXXX, p. 793, 1900).

(3) Etard et Bouilhac, Sur la présence de la chlorophylle dans un Nostoc cultivé à l'abri de la lumière (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris*, t. CXXIV, 1898).

(4) Ch. Flahault, Sur la présence de la matière verte dans les organes actuellement soustraits à l'influence de la lumière (*Bull. Soc. bot.*, p. 249, 1879).

(5) D'Arbaumont, Simple note sur la production de la chlorophylle dans l'obscurité (*Bull. Soc. bot.*, p. 89, 1880).

(6) Jean Friedel, De l'action exercée sur la végétation par une obscurité plus complète que l'obscurité courante des laboratoires (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. 153, p. 825, 1911).

CHAPITRE IV

ACTION DES AGENTS PHYSIQUES EXTÉRIEURS

Les principaux faits relatifs à l'influence des agenets éxtrieurs : lumière, pesanteur, chaleur, ont été signalés au fur et à mesure de l'étude des différents stades du développement des Mousses ; néanmoins nous croyons utile de les réunir ici brièvement, de façon à en donner une idée d'ensemble.

A. — ACTION DE LA LUMIÈRE

Il existe, pour chaque espèce de Mousse, et pour chaque degré de son développement, un optima de lumière qu'il est indispensable de réaliser, au moins approximativement, si l'on veut obtenir de bonnes cultures. Avant tout, il importe de ne pas dépasser cet optima et, si l'on ne peut tamiser convenablement la radiation suivant le moment et les saisons, il est prudent d'exposer les cultures devant une fenêtre orientée au Nord.

Action sur la germination de la spore et sur le protonéma. — Pendant leur germination, les spores de Mousses prennent une teinte de plus en plus verte, à mesure qu'elles organisent et multiplient leurs corps chlorophylliens ; aussi, une lumière suffisamment intense favorise-t-elle beaucoup le phénomène et diminue-t-elle le temps nécessaire à la formation des premiers filaments du protonéma. C'est ainsi que nous avons constaté une différence de huit jours environ entre les durées de germination, pour les deux faces d'une plaque de porcelaine inégalement éclairées (*Funaria hygrometrica*). A l'obscurité complète, la germination peut encore avoir lieu, mais le retard que nous venons de signaler est plus considérable ; la chlorophylle est plus pâle, moins abondante, et la culture ne tarde pas à périr si l'aliment carboné ne lui est fourni sous une forme organique : sucres, gélatine, etc.

La direction de la lumière agit d'une façon très nette dans la détermination du point d'ouverture de la spore, l'orientation et la ramification des premiers filaments du protonéma.

Lorsqu'une spore germe dans l'eau, c'est-à-dire quand la nutrition, la résistance des membranes, sont uniformes en tous sens, elle s'ouvre toujours au point qui est le plus éclairé ; mais si une telle uniformité n'est pas réalisée, par exemple quand la spore germe sur un substratum quelconque, l'influence de la nutrition, de l'état des membranes, se combine à celle de la radiation, et l'ouverture peut se faire à quelque distance du pôle le plus éclairé, généralement en un point voisin du substratum (membrane plus humectée et moins résistante) ; toutefois, dans ce cas, comme dans le précédent, c'est encore vers la lumière que se dirige le premier filament issu de la spore.

Pour suivre avec précision l'action de la lumière sur la germination et la ramification du protonéma, nous nous sommes servi de tubes de cultures préparés de la manière suivante : La gélose nutritive étant introduite dans les tubes, on dispose ceux-ci sur un plan incliné comme pour avoir une surface oblique ordinaire ; puis, avant que la gélose ne soit prise complètement, on roule un peu les tubes à droite et à gauche de façon à obtenir de chaque côté de la tranche, sur un certain espace, une mince pellicule de gélose adhérente au verre. C'est sur cette pellicule qu'on ensemence ensuite. Comme elle est mince et parfaitement transparente, elle se prête à toutes les observations de détail à l'aide du microscope, même avec des grossissements de 200 à 300 en diamètre. D'autre part, il est facile de donner à la lumière une direction bien déterminée en entourant les tubes de cultures de gaines incomplètes en papier noir.

A l'aide de ce dispositif, on voit ainsi : 1° que les plus grands filaments du protonéma, au début de la germination, se dirigent toujours du côté du maximum d'incidence de la lumière et que leurs ramifications latérales — qui leur sont généralement perpendiculaires — se disposent de façon à utiliser le plus complètement possible, à la surface du substratum, l'espace environnant; 2° que ces rameaux latéraux, en apparence peu sensibles à la direction de la lumière, manifestent un phototropisme très positif, dès que l'on détruit les extrémités des axes (du moins ceux qui avoisinent ces extrémités) ; 3° que l'ensemble de la ramification est déterminé par l'action de deux facteurs principaux : le chimiotactisme de la nutrition et un phototropisme positif; 4° que ces facteurs peuvent être l'un ou l'autre prépondérants suivant le cas, mais que la plus grande influence revient souvent à la nutrition, comme le montre l'expérience suivante. Des spores sont semées sur la pellicule de gélose d'un tube à essais et la lumière dirigée de telle façon que les filaments initiaux du protonéma s'avancent du côté de la partie sèche du verre. Leur nutrition devient alors de plus en plus pauvre, et on les voit à un certain moment rebrousser chemin pour revenir vers la masse de gélose, c'est-à-dire vers la région où abonde la nourriture.

D'une manière générale, le protonéma qui sort de la spore est filamenteux; toutefois, chez certaines espèces de Mousses, il est d'abord constitué par un petit massif cellulaire d'où partent ensuite des filaments.

Cependant, il est rare que toutes les spores, même issues d'un seul sporogone, donnent uniformément ces thalles compacts, initiaux; le plus souvent, les formes ordinaires filamenteuses apparaissent en même temps. Si l'on se rapporte au mode de vie de ces Mousses à germination spéciale, on voit qu'il s'agit d'espèces comptant parmi celles qui sont le plus exposées à l'action de la lumière et de la sécheresse, et l'on a l'idée que ces petits thalles continus sont des formes d'adaptation organisées en vue de la résistance à opposer à l'action destructive des agents physiques extérieurs. D'autre part, le mélange des formes filamenteuses et à thalle continu indique assez qu'il s'agit d'un caractère d'adaptation encore mal fixé. Il était donc intéressant de chercher à faire varier la proportion de l'une et de l'autre de ces formes en faisant intervenir des intensités lumineuses différentes, résultat que nous avons obtenu très aisément. Nous avons ainsi eu la preuve qu'une diminution dans l'éclairement des cultures augmente notablement le nombre des formes filamenteuses. Celles-ci sont du reste particulièrement nombreuses lorsque les spores germent en masse, car bon nombre de ces spores ne reçoivent alors qu'une lumière très faible, et, dans ces conditions, ne donnent que de simples filaments.

Ces résultats concordent pleinement avec ceux que nous avons obtenus d'autre part en expérimentant sur certaines Hépatiques (*Marchantia polymorpha*, par exemple), lesquelles donnent de longs filaments et non des thalles foliacés quand la lumière est atténuée.

On sait que lorsqu'une spore a germé, ses filaments, après avoir couvert une certaine étendue du substratum, donnent naissance à d'autres filaments qui s'élèvent dans l'air et forment le protonéma dressé. Il est très facile de suivre sur ces filaments l'action de la lumière. On voit alors que le phototropisme peut être positif ou négatif suivant l'intensité de la lumière. Ainsi, pour une culture de *Phascum cuspidatum*, placée devant une fenêtre orientée à l'Est (au mois de juillet), les touffes de protonéma dressé se sont inclinées dans un sens opposé à celui de l'incidence de la lumière, et cela jusqu'à une distance de $1^{m},20$ de la fenêtre (phototropisme négatif) ; plus loin, l'inclinaison était de sens inverse (phototropisme positif).

Quant aux pousses feuillées, elles nous ont toujours paru douées d'un héliotropisme très positif pour n'importe quel éclairement.

Lorsque les spores germent sur la gélose inclinée d'un tube à essais, il ne se forme pas ou presque pas de protonéma dressé aérien ; les ramifications du protonéma rampant s'enfoncent dans la gélose, bien que l'éclairement soit considérablement plus faible dans la profondeur qu'au-dessus de la surface libre de la gélose. Ici, nous retrouvons donc un nouveau fait tendant à établir la prédominance du facteur nutrition sur le facteur lumière.

Action sur les bourgeons et la pousse feuillée. — A l'obscurité ou en lumière faible, il ne se forme pas de bourgeons ni de pousses feuillées, comme nous l'avons reconnu par une série d'observations (voir page 158) ; dans ce cas, on n'obtient que du protonéma. Voici d'ailleurs une expérience donnant de ce fait une nouvelle preuve. Soit une culture de *Phascum cuspidatum*, sur gélose droite, dans un tube à essais. Le protonéma s'est enfoncé dans le substratum. Si l'on place alors un ou deux anneaux de papier noir, larges de 1 centimètre environ, autour du tube, dans la partie occupée par la gélose, on voit ultérieurement que les pousses feuillées ne se forment qu'en face des espaces éclairés ; elles constituent donc des bandes distinctes séparées par des intervalles ne présentant que du protonéma.

Un autre fait intéressant est le retour des jeunes bourgeons à la forme filamenteuse quand la lumière n'est plus suffisante pour permettre leur développement en pousses feuillées. Le protonéma est donc la seule forme sous laquelle puisse persister la Mousse en lumière très atténuée, et l'on sait qu'elle peut vivre ainsi pendant une longue durée (nous avons vu une culture de huit ans), si bien que l'hypothèse d'une existence indéfinie du protonéma, certaines conditions de milieu étant remplies, pourrait être envisagée.

Nous savons déjà que les pousses feuillées sont fortement héliotropiques. Si l'on vient à déranger leur orientation, par exemple en faisant tourner de 180 degrés le tube de culture, sur son axe longitudinal, on les voit s'infléchir du côté de la lumière, un peu au-dessous des bourgeons terminaux, et les nouvelles formations font un angle très net (pas de raccord en courbe) avec les parties aériennes (Pl. II, tube 4).

Ce fait démontre que la zone d'accroissement de la tige est terminale, les parties ayant acquis tout leur développement ne pouvant plus obéir à l'action de la lumière. Mais, dans ces changements d'orientation des tiges, que deviennent les feuilles? Peuvent-elles modifier leurs inclinaisons et même se retourner pour substituer une face à une autre comme il arrive souvent chez les végétaux supérieurs ? Chez les espèces que nous avons étudiées, les inclinaisons des feuilles sont toujours demeurées peu variables, quelles qu'aient été les directions données aux tiges. A ce sujet, il faut remarquer que les feuilles des Mousses sont, pour la plupart, plus ou moins engainantes, larges à la base, et qu'elles ne peuvent, par conséquent, avoir la mobilité que donne la présence d'une pétiole; aussi, est-ce par des mouvements de la tige, beaucoup plus souple qu'elles-mêmes, que leurs changements d'orientation se trouvent réalisés.

Un éclairement unilatéral très intense a également été sans action sur la phyllotaxie chez les espèces soumises à nos expériences. On sait qu'il n'en est cependant pas toujours ainsi. Chez *Schistostega*, par exemple, la disposition des feuilles est radiaire quand l'éclairement est uniforme, mais la divergence devient 1/2 en lumière unilatérale (rameaux plagiotropes).

S'il est indispensable que le protonéma soit suffisamment éclairé pour qu'il y ait formation de bourgeons et de pousses feuillées, il faut encore beaucoup plus de lumière pour qu'apparaissent les organes sexués. Ceux-ci demandent, pour se constituer, une nutrition riche en albuminoïdes, et l'on comprend que l'assimilation chlorophyllienne doive être très active. En effet, dans nos cultures (*Phascum cuspidatum*), les organes sexués ne se formèrent que dans les vases les mieux éclairés et contenant, comme nous le savons, de la peptone.

Les Mousses étant des plantes à chlorophylle, le rôle essentiel que joue la radiation lumineuse dans leur développement n'est pas surprenant. D'autre part, il était intéressant de rechercher si elles peuvent se passer de cette radiation quand, en l'absence des synthèses chlorophylliennes, on leur fournit le carbone sous forme de sucres ou d'autres composés organiques. Or, des expériences que nous avons faites, en réalisant ces conditions, il résulte : 1° que les germinations ont encore lieu à l'obscurité, et que le protonéma se développe sans donner de bourgeons; 2° que les pousses feuillées nées à la lumière s'accroissent pendant un certain temps quand elles sont ensuite privées de la radiation, mais en changeant plus ou moins d'aspect; 3° qu'il se produit un peu de chlorophylle et qu'il n'y a pas formation d'amidon; 4° que certains filaments du protonéma ont des cloisons droites à l'obscurité comme à la lumière. L'obliquité des cloisons des rhizoïdes n'est donc pas due à l'absence de lumière comme on l'a parfois supposé ; du reste, beaucoup de filaments verts, aériens, ont aussi des cloisons obliques.

A l'obscurité, les tiges s'allongent beaucoup (plus grande longueur des entre-nœuds), les feuilles demeurent un peu plus petites qu'à la lumière, les corpuscules chlorophylliens sont d'un vert très léger, et les filaments du protonéma adventif issu des tiges forment un véritable duvet autour des pousses (Pl. 3). Beaucoup de ces filaments sont doués d'un géotropisme négatif comme les tiges, et si, dans les conditions ordinaires de la végétation, ils se dirigent vers la base des plantes, c'est qu'ils sont repoussés par la lumière.

Cet allongement des tiges dans l'obscurité est un fait général d'observation courante (pousses de Pommes de terre dans les caves). Il a d'ailleurs été bien étudié par Sachs, et, comme il est corrélatif d'une réduction dans la surface foliaire, on pourrait peut-être en fournir l'explication suivante, fondée sur le principe du balancement organique : les feuilles se développant peu, la tige peut utiliser une grande quantité de nourriture, d'où sa croissance. En réalité, la chose doit être plus compliquée, car la teneur de l'air en eau et en gaz carbonique n'est pas maintenue constante dans les deux séries d'expériences, à la lumière et à l'obscurité.

Une autre remarque est que les feuilles sont plus minces à l'obscurité qu'à la lumière; les cellules sont donc moins hautes quand il s'agit de feuilles à un seul plan de cellules (*Phascum cuspidatum*). Il ne faudrait pas cependant, croyons-nous, attribuer ce résultat à la lumière seule et il y a lieu de tenir compte de l'état hygrométrique du milieu et de l'évaporation. A la lumière, la température est plus élevée, l'évaporation augmente et, par réaction, la plante tend à diminuer sa surface par rapport à son volume pour lutter plus avantageusement contre la perte d'eau, d'où la plus grande épaisseur de ses feuilles.

En définitive, la plante peut vivre et verdir légèrement à l'obscurité quand on lui fournit des sucres ou quelques autres hydrates de carbone ; mais, dans ces conditions, elle ne forme pas d'amidon, son accroissement n'est jamais important et elle se trouve bientôt en état de souffrance manifeste ; c'est que le rôle de la lumière dans la végétation ne se borne pas à la simple production du sucre et de quelques hydrates de carbone.

B. — ACTION DE LA PESANTEUR

L'action de la pesanteur sur les pousses feuillées est facile à mettre en évidence par l'expérience du vase renversé (fig. 5 *bis*, page 156) : les tiges se recourbent en sens inverse de la pesanteur, leur géotropisme est donc nettement négatif. Quant au protonéma, il est plus difficile de constater ses véritables propriétés ; il se montre, en effet, tantôt insensible à l'action de la pesanteur, tantôt négativement ou positivement géotropique, suivant son degré de développement ou sa fonction physiologique. Ainsi, en lumière uniforme :

1° Le protonéma rampant, qu'il soit sur un substratum horizontal ou vertical, s'accroît à peu près également en tous sens, sans que le dynamisme terrestre paraisse intervenir d'une façon ou d'une autre ;

2° Le protonéma dressé s'allonge de la même façon, c'est-à-dire perpendiculairement au substratum, que les extrémités libres des filaments soient tournées vers le haut ou le bas (expérience du vase renversé) ;

3° Dans le liquide de nos cultures en tubes à essais, les filaments du protonéma poussent souvent transversalement, dans un sens perpendiculaire à la direction de la pesanteur, même lorsqu'on supprime l'action dirigeante de la lumière. Dans ce cas, comme dans ceux qui précèdent, le géotropisme paraît donc bien nul ;

4° Les rhizoïdes s'échappant de la base des pousses feuillées prennent une direction plus ou moins opposée à celle de ces tiges ; leur géotropisme est par conséquent positif ; cependant, lorsqu'on renverse le vase de culture, les rhizoïdes ne sortent point du substratum, retenus qu'ils sont par le chimiotactisme de la nutrition ; leur géotropisme n'est donc pas très fort ;

5° Les filaments de protonéma adventif qui se développent tout le long des tiges se dirigent ordinairement vers la base de celles-ci ; cependant, si l'on place la culture à l'obscurité, un grand nombre de ces filaments se dirigent vers le haut et font preuve d'un géotropisme positif.

En définitive, le protonéma est peu sensible à l'action de la pesanteur ; il est doué d'un faible géotropisme positif quand il se différencie en vue de la fixation et de la nutrition de la plante (rhizoïde), et, à l'obscurité, il est parfois négativement géotropique ; son géotropisme négatif (protonéma adventif) est donc souvent masqué par l'action de la lumière, plus puissante que celle de la pesanteur.

C. — ACTION DE LA CHALEUR

Une température de 16° à 25° paraît répondre aux conditions optima de végétation pour les espèces que nous avons étudiées. Dans nos expériences, la germination n'a pas eu lieu au-dessous de 5°-7°, et la végétation s'est arrêtée au-dessus de 45°. La formation des bourgeons et des pousses feuillées demande une température de 15° à 16° environ, c'est-à-dire beaucoup plus de chaleur que le simple développement du protonéma. C'est ce que nous avons constaté facilement en observant des cultures sur gélose. Nous savons en effet que les pousses feuillées peuvent prendre naissance et se développer au sein de ce substratum et qu'il est aisé de suivre leur formation, au fur et à mesure de la pénétration des filaments du protonéma dans la gélose (tubes à essais). Or, la température moyenne du mois d'août 1912 ayant été de 14° environ, dans notre laboratoire, les cultures qui avaient donné de nombreuses pousses feuillées en juillet cessèrent à peu près d'en former en août, pour reprendre en septembre, époque où il se produisit un relèvement de la température. Dans l'interprétation de ces faits, il faut sans doute aussi faire intervenir la diminution de lumière occasionnée par les nombreuses pluies de ce même mois d'août (20 jours de pluie). Afin d'éliminer ce dernier facteur, nous avons plongé des cultures sur gélose dans des vases où nous avions établi une circulation continue d'eau à 10°, et, bien que la lumière fût largement dispensée, il ne se forma pas de nouvelles tiges dans ces conditions de température (*Phascum cuspidatum*).

CHAPITRE V

ACTION DU MILIEU. — EXEMPLES DE SYMBIOSES

I. — MODIFICATIONS APPORTÉES PAR DIVERS CHANGEMENTS DE MILIEUX

Deux espèces de Mousses, *Phascum cuspidatum* et *Hypnum purum*, ont été particulièrement observées en vue de suivre les modifications apportées par les différents milieux de culture employés.

Ces modifications sont peu importantes ; elles demeurent dans une étroite dépendance du milieu et ne paraissent pas avoir de valeur héréditaire. En voici quelques exemples.

1° **Cultures sur gélose**. — La gélose nutritive étant bien, de tous nos milieux artificiels, celui qui s'écartait le plus des conditions habituelles de végétation des Mousses, il n'est pas étonnant qu'il soit aussi celui qui ait le plus modifié les plantes soumises aux expériences. Son action s'est fait sentir, à la fois, sur le protonéma et sur les pousses feuillées, mais d'une façon différente, suivant que ces organes se développaient à l'air libre ou étaient inclus dans le substratum.

a) *Action sur le protonéma rampant à la surface de la gélose.* — Lorsqu'on sème des spores de Mousse à la surface d'un milieu nutritif gélosé, on voit que les cellules du protonéma qui en provient ont une forme beaucoup plus courte, plus globuleuse que lorsque la germination a lieu sur un substratum humide ou dans un liquide de culture quelconque. Le fait est particulièrement remarquable chez *Bartramia pomiformis*, *Grimmia pulvinata*, *Brachythecium rutabulum*, et surtout chez *Atrichum undulatum*.

En effet, dans cette dernière espèce, on aboutit, par des divisions successives de la spore et des cellules qui en dérivent, à la formation d'un thalle plus ou moins dissocié, constitué par de grosses cellules arrondies, dont quelques-unes entrent rapidement en voie de dégénérescence, après avoir passé par un état plasmolytique, (fig. 9, *III*).

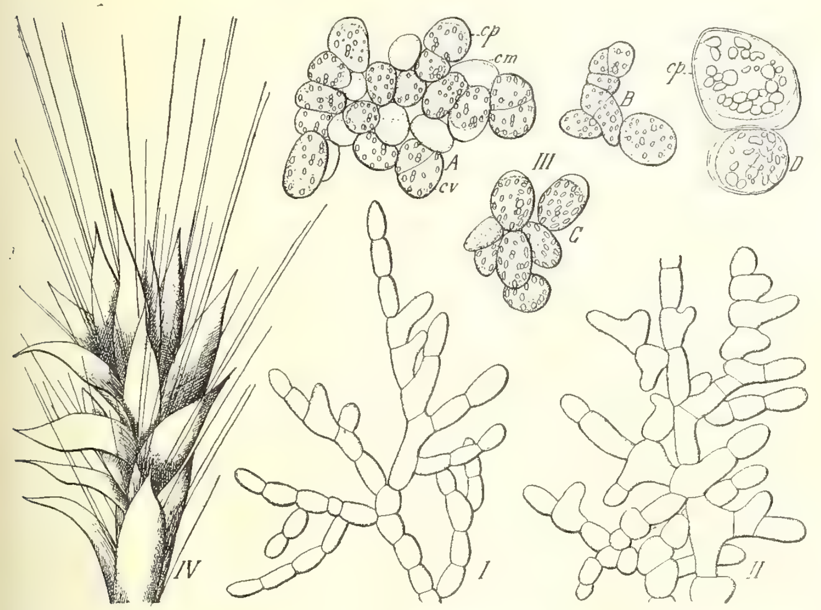


Fig. 9. — Adaptations au milieu. — I, II, *Atrichum undulatum :* I, en vase de Pétri, sur coton hydrophile et solution nutritive ; II, dans le liquide d'un tube à gélose, gr. 350 ; III, A-D, sur gélose ; *cv*, cellules vivantes ; *cm*, cellules mortes ; *cp*, cellules plasmolysées ; A-C, au gr. 250 ; D, au gr. 540 ; IV, *Phascum cuspidatum*, sommet d'une tige, développée à l'obscurité ; *f*, filaments dressés du protonéma adventif, gr. 12.

Si l'on examine maintenant le protonéma qui s'est développé dans la goutte d'eau que l'on trouve toujours dans les tubes à gélose inclinée, on retrouve encore très manifeste cette tendance des cellules à s'arrondir, mais il est alors possible de distinguer des axes et des rameaux, comme le montre la figure 9, *II*. Par comparaison avec le fragment représenté en *I*, on voit combien les cellules du protonéma développé sur un substratum humide (coton d'un vase de Pétri) sont moins grosses et relativement plus allongées.

Chez *Grimmia pulvinata*, l'aspect des cultures est un peu différent. On a des axes à cellules allongées, portant latéralement des rameaux courts à cellules globuleuses ; en certains cas, la base seule du rameau latéral est formée d'éléments arrondis (fig. 10, *II* et *III*). Le long des axes, les cellules prennent souvent la forme dite en fémur, en se renflant aux deux extrémités ; ces renflements (*III*) se séparent ensuite du reste de la cellule par des cloisons, et, en bourgeonnant donnent les rameaux latéraux. Lorsque le bourgeonnement n'a lieu qu'à une seule extrémité de la cellule de l'axe, on retrouve ce mode de ramification en sympode que nous avons antérieurement signalé. Mais comment interpréter cette succession de cellules renflées et de cellules allongées que l'on remarque souvent dans les rameaux latéraux ? L'ensemble de nos observations sur le développement des Mousses nous porte à considérer les séries de cellules massives comme des bourgeons avortés, retournant à la forme filamenteuse, normale, du protonéma.

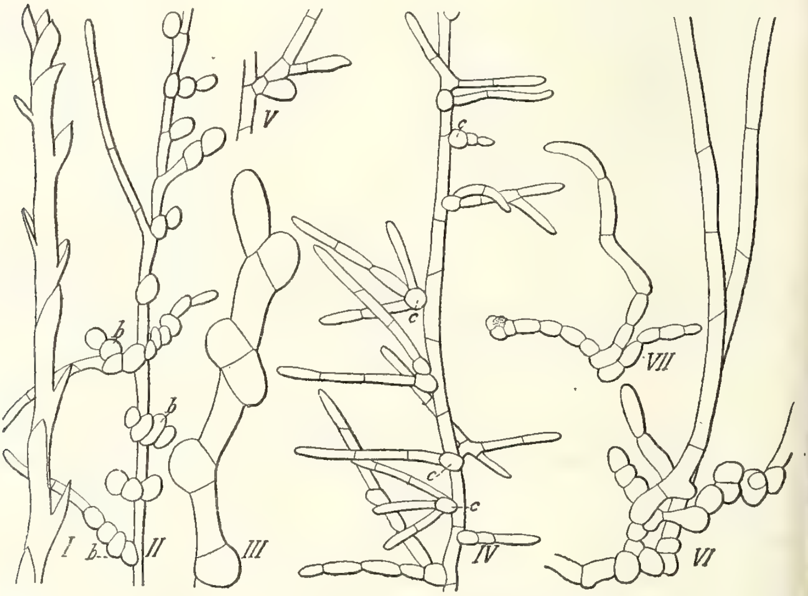


Fig. 10. — Adaptation. — I, *Funaria hygrometrica*, jeune tige développée dans la gélose, en lumière unilatérale faible, gr. 18 ; II, III, *Grimmia pulvinata*, cultures sur gélose (superficielles) ; *b*, bourgeons avortés ; III, jeune filament à développement sympodique, gr. 1 500 ; IV, V, *Phascum cuspidatum*, dans la gélose ; *c*, nombreux bourgeons avortés, gr. 40 ; VI-VII, *Brachythecium rutabulum* : VI, développement dans le liquide d'un tube à gélose ; VII, sur coton hydrophile, gr. 140

b) *Action sur le protonéma inclus dans la gélose.* — On sai que du protonéma rampant à la surface de la gélose (tubes essais) partent des filaments qui s'enfoncent assez rapidemen dans la profondeur du substratum. Ces filaments sont géné ralement moins ramifiés et moins verts que ceux qui vivent au contact de l'air, et leurs cellules fort étroites sont aussi plus allongées. Ils ne contiennent que très rarement de l'amidon, ne prennent jamais la forme caractéristique des rhizoïdes, ne se fragmentent pas en propagules par schizolyse, comme il arrive parfois pour ceux qui vivent à la surface du substratum, et se remplissent d'une matière brune pendant leur dépérissement.

Cet affaiblissement de la chlorophylle pour les cultures sur gélose est général, qu'il s'agisse de cultures superficielles ou incluses, mais pour celles-ci il est beaucoup plus prononcé, car à l'action de la gélose s'ajoute celle d'une certaine privation d'air et d'une diminution dans l'éclairement. Vus au microscope, les grains chlorophylliens de ces cultures paraissent petits et peu nombreux. La fonction primant l'organe, cette réduction chlorophyllienne paraît tout à fait normale, puisque la plante, trouvant la plus grande part du carbone qui lui est nécessaire dans le substratum, n'a pas à l'extraire de l'atmosphère par l'action de sa chlorophylle. Un autre caractère du protonéma inclus est aussi la formation de bourgeons avortés, comme il s'en produit chez *Grimmia pulvinata* à la surface de la gélose ; mais, dans ce cas (*Phascum cuspidatum*), ils sont beaucoup moins développés et réduits à une ou deux cellules globuleuses (fig. 10, IV).

c) *Action sur les pousses feuillées aériennes.* — Comparées aux pousses alimentées par des solutions nutritives, les tiges ayant grandi sur gélose nous ont paru plus grêles, plus allongées, d'une teinte plus pâle et pourvues de feuilles légèrement plus petites et plus dressées (*Phascum*).

d) *Action sur les pousses feuillées incluses.* — Nous savons déjà que ces pousses sont allongées en asperge, pourvues de feuilles écailleuses d'autant plus petites et plus incolores que la lumière est plus faible (*Funaria hygrometrica*). Chez *Phascum cuspidatum*, l'allongement des entre-nœuds, la réduction et la décoloration des feuilles sont toujours moins accentués que chez *Funaria*. Ces tiges portent à leur base quelques rhizoïdes verdâtres, peu différenciés morphologiquement, mais ne donnent pas sur toute leur longueur une grande quantité de filaments de protonéma adventif, comme il arrive parfois dans d'autres cultures. La rareté des rhizoïdes s'explique facilement si l'on admet, ce qui est très vraisemblable, que la plante réussit à absorber sa nourriture par toute sa surface.

Remarque. — Les différentes modifications que nous venons de passer en revue ne demeurent pas acquises par la plante, et celle-ci reprend d'autres caractères quand on la change de milieu. C'est ainsi qu'un protonéma à cellules globuleuses, venu sur gélose, donne des filaments aux cellules allongées quand il e transporté dans un liquide nutritif, ou bien même lorsqu'il atteint la petite goutte d'eau qui se trouve d'ordinaire dans les tubes à gélose (fig. 10, *VI* et *VII*).

2° Cultures sur milieux sucrés. — L'addition de différents sucres, spécialement les monosaccharides, entraîne toujours, comme la présence de la gélatine, et vraisemblablement pour une cause analogue (fourniture d'un aliment carboné, saprophytisme relatif), un amoindrissement de la chlorophylle. Toutefois, dans ce cas, il n'y a pas réduction de la grosseur des corpuscules chlorophylliens, au contraire, et ces éléments sont parfois même exceptionnellement gros. D'autre part, les tiges deviennent plus épaisses et les feuilles plus grandes, mais sans que les caractères essentiels de la plante soient altérés (*Phascum cuspidatum*, *Hypnum purum*).

3° Cultures sur milieux peptonés. — Les corpuscules chlorophylliens des protonémas développés en milieux peptonés, se font remarquer par une teinte vert foncé, un peu bleuâtre. Ce caractère n'est plus aussi net dans les pousses feuillées. Rappelons aussi que nous n'avons obtenu d'organes sexués qu'avec les milieux nutritifs contenant de la peptone, et que les tiges développées à l'air ont donné une plus forte proportion d'archégones que celles qui étaient immergées.

4° Cultures pour lesquelles l'azote a été fourni sous la forme ammoniacale. — Ces cultures n'ont donné lieu à aucune remarque particulière quant à la morphologie. Elles n'ont jamais formé, il est vrai, de propagules, mais ce fait nous a paru tenir plutôt à une insuffisance de lumière et de chaleur qu'à la composition de l'aliment.

5° **Cultures n'ayant pas donné un bon développement de la plante** (Emploi de solutions incomplètes pour la détermination de la valeur nutritive de certains métaux. — Addition de différents hydrates de carbone aux solutions nutritives). — Nous avons étudié soigneusement au microscope un grand nombre de cultures rendues souffreteuses par l'emploi de solutions nutritives incomplètes ou renfermant des substances gênant le développement, mais sans qu'il nous ait été possible de découvrir quelque changement morphologique précis, susceptible de caractériser l'action de tel ou tel milieu. Les caractères que nous allons donner sont communs à toutes ces cultures appauvries, que nous comparons à celles, plus vigoureuses, obtenues par l'emploi de la solution de Marchal type :

Les filaments du protonéma sont plus étroits, souvent moins verts et formés de cellules plus allongées ; ils peuvent se diviser en plusieurs fragments par destruction de quelques cellules, mais très rarement par simple schizolyse. Les rhizoïdes ont des parois plus épaisses, plus rigides, et brunissent rapidement. Les tiges sont plus grêles, les feuilles plus étroites et toujours plus ou moins jaunâtres quand elles ont acquis leur taille définitive. Un grand nombre de bourgeons se formant sur le protonéma ont un développement anormal et avortent après avoir constitué des massifs cellulaires informes (fig. 6, *18*, *22*, *23*, page 160) ; quant à ceux qui s'organisent à l'aisselle des feuilles, ils demeurent le plus souvent à l'état d'ébauches très intéressantes à observer pour l'étude du développement (fig. 6, *17*).

6° **Action de la nature physique du substratum**. — Les principaux substratums de nos cultures ont été, rappelons-le, le papier-filtre, la gélose, le coton hydrophile et la porcelaine poreuse. Ces deux dernières substances entraînent parfois quelques modifications des rhizoïdes ou des feuilles. Ainsi, dans les cultures sur coton, on observe souvent des rhizoïdes enroulés en vrilles autour des brins de la substance ou d'autres filaments du protonéma ; leur diamètre peut aussi être très irrégulier :

renflés en ampoules en certains points, ils sont ailleurs filiformes et cylindriques (fig. 11, *VIII*). Sur les plaques de porcelaine, les rhizoïdes s'aplatissent en larges suçoirs, plus ou moins lobés (fig. 11, *VIII, s*).

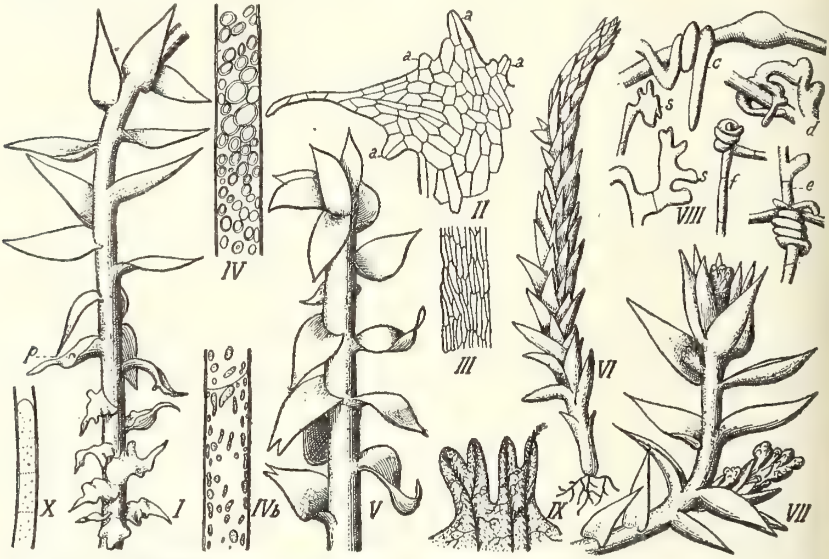


Fig. 11. — Adaptation. — I-III, *Hypnum velutinum,* déformation des feuilles par le contact d'une plaque de porcelaine humide ; II, une feuille déformée de la base de la tige : III, une portion de feuille normale, au même grossissement : 140 ; IV, vieux filament protonémique de *Phascum cuspidatum*, immergé : les grains chlorophylliens, en régression, se sont vacuolisés ; IV, *b*, un autre filament âgé de la même espèce de Mousse, et rampant à la surface du substratum, gr. 500 ; V-VII, *Hypnum velutinum ;* V, tige immergée, dilatée, à feuilles tordues et souvent bifurquées, gr. 8 ; VI-VII, tiges parasitées ; VIII, rhizoïdes enroulés en vrilles ou aplatis en suçoirs ; IX, association d'une Mousse, *Bryum cæspiticium*, et d'une Cyanophycée, *Phormium ambigua?* ; X, cette Cyanophycée, gr. 600.

Ces plaques poreuses, quand elles sont bien humides, exercent aussi une action déformante très marquée sur les feuilles qui sont en contact avec elles. Ces feuilles produisent, en effet, des protubérances coniques sur leurs faces, comme si elles cherchaient à constituer des suçoirs. De même, elles prennent un contour très irrégulier par l'allongement de certaines cellules de leur marge, mais sans que celles-ci, cependant, arrivent à constituer de véritables filaments protonémiques. Les cellules de ces feuilles déformées (*Hypnum velutinum*) sont plus grosses, plus isodiamétriques, de contour plus rectiligne que celles des mêmes organes se développant dans un air parfaitement libre (fig. 11, *I*, *II*).

7° Action de l'eau. — La plupart des Mousses demandent beaucoup d'eau pour germer et se développer ; cependant, une trop grande humidité retarde la formation des pousses feuillées. C'est ainsi que les protonémas immergés ne donnent que très lentement ces pousses, comme le démontre la culture du tube 1 (Planche II). Il s'agit d'un développement sur plaque de porcelaine, et l'on voit que la partie émergée du substratum est déjà couverte de tiges, tandis qu'il n'en existe pas au sein du liquide où se trouve cependant beaucoup de protonéma. Cette action retardatrice de l'eau ne peut toutefois aller jusqu'à empêcher la formation des pousses, si la chaleur et la lumière sont suffisantes.

Ayant comparé les unes aux autres les formes aériennes et les formes aquatiques des protonémas et des pousses feuillées d'une même culture, nous avons fait les remarques suivantes : Dans l'eau, les cellules du protonéma sont plus longues et généralement plus étroites ; les grains de chlorophylle, en voie de dégénérescence grossissent souvent beaucoup en s'arrondissant, et se creusent d'une vacuole centrale (fig. 11, *IV*). Dans les parties aériennes, les corpuscules chlorophylliens, en vieillissant, semblent au contraire s'allonger et ont une forme naviculaire (fig. 11, *IV b*).

Les tiges aquatiques sont particulièrement grosses, et cette particularité tient à la fois au plus grand développement des méats intercellulaires et à l'augmentation du calibre des éléments, comme il arrive chez les plantes supérieures vivant dans l'eau (1).

Les feuilles immergées sont plus grandes, plus larges, moins régulières de contour que les feuilles aériennes ; réfléchies vers la base des tiges, elles peuvent même être enroulées, et leur tendance à l'élargissement se manifeste souvent par la présence de deux pointes à leur extrémité (fig. 11, *V*). Il faut aussi remarquer que leur nervure médiane est moins forte, moins épaisse de membranes (*Phascum*), et que leur limbe est plus ténu. Ces résultats tiennent principalement à la diminution de l'intensité lumineuse, et peut-être aussi à la poussée de bas en haut exercée par l'eau. Les feuilles submergées ou flottantes ont peu d'efforts à faire pour se maintenir dans l'espace et développent, par conséquent, médiocrement leur charpente.

---

(1) Cf. Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses (*Thèse de Paris*, 1891).

Cette dernière considération permettrait aussi d'expliquer le grand allongement des feuilles aquatiques chez certaines espèces de plantes.

Eaux incrustantes. — Ayant obtenu des germinations de spores d'*Orthotrichum* sur des fragments de fort papier-filtre (Chardin), nous avons porté ces cultures dans une eau incrustante et avons suivi le développement du protonéma dans ces conditions particulières. Les filaments prennent alors une forme très tordue, par suite de la gêne qu'ils éprouvent dans leur allongement ; les cellules elles-mêmes sont presque toujours incurvées. La ramification des axes n'a jamais lieu sur le côté des cellules et elle résulte de l'allongement de celles-ci vers l'une ou l'autre de leurs extrémités (mode sympodique). Ces filaments peuvent verdir sous une couche calcaire de plusieurs millimètres, et nous avons observé, dans les environs de Thonon (Haute-Savoie), des tufs renfermant des filaments de protonéma encore vivants, à une profondeur de un demi-centimètre au-dessous de leur surface.

Résistance des protonémas de Mousses a la dessiccation. — Certaines Mousses vivant sur les murs et les rochers, les *Grimmia*, les *Andræa*, par exemple, ont des propriétés de reviviscence bien connues ; mais ce que l'on sait moins, c'est que beaucoup de protonémas de Mousses recherchant les lieux frais et ombragés sont aussi capables de résister d'une façon inattendue à une dessiccation lente et ménagée.

Ayant, en effet, laissé se dessécher à l'ombre en été, pendant un mois environ, et à deux reprises différentes, des plaques de terre ou de porcelaine poreuse portant des protonémas de *Funaria hygrometrica*, d'*Hypnum velutinum* et de *Bryum cæspiticium*, chaque fois nous avons réussi à ranimer ces cultures, en leur donnant de l'eau.

Dans la nature, on voit aussi revivre, après les pluies, les protonémas desséchés qui recouvrent parfois le sol en été, sous les arbres, au pied des rochers, etc., surtout lorsqu'ils se trouvent associés à des Algues plus ou moins mucilagineuses, telles que certaines Cyanophycées. Ces associations constituent des symbioses particulièrement avantageuses pour les Mousses qui y participent.

8° **Action de l'air. Anaérobiose.** — Lorsqu'on observe les filaments du protonéma qui se trouvent dans le liquide d'une vieille culture, on constate que ceux qui sont les plus superficiels sont toujours de beaucoup les plus verts, ce qui montre qu'une bonne aération favorise la végétation. Cependant, les besoins des Mousses en oxygène ne sont pas très grands, du moins en ce qui concerne la simple conservation de la vie. C'est ainsi qu'elles peuvent vivre, comme nous le savons, au fond de couches de gélose, épaisses de 5 et 6 centimètres, même à l'état de tiges feuillées. Pour pousser plus loin encore cette privation d'air, nous avons fait l'expérience suivante. Ayant obtenu un développement de protonéma sur gélose dans un tube à essais, nous avons inclus cette culture sous une épaisse couche de gélose surfondue, à la température du laboratoire, puis nous avons fermé le tube en achevant de le remplir avec de la paraffine en fusion. Dans ces conditions, le développement put encore continuer pendant une quinzaine de jours, puis il finit par s'arrêter. Ultérieurement, la culture jaunit et dépérit peu à peu. Il est donc bien établi que les Mousses, peu exigeantes en oxygène quand il s'agit seulement de subsister, ne peuvent cependant vivre en anaérobiose complète comme certaines Levures ou Bactéries.

9° **Action du parasitisme.** — L'action de certains filaments mycéliens et de quelques Bactéries peut modifier parfois assez grandement l'aspect des Mousses. Généralement, il y a réduction de la longueur des entre-nœuds, production de nombreuses feuilles et déformation des bourgeons. C'est ainsi que dans les cultures parasitées, on peut rencontrer des hampes entièrement recouvertes de feuilles étroites, pressées les unes contre les autres, ou des tiges courtes, à nombreux bourgeons avortés, massifs et écailleux (fig. 11, *VI* et *VII*, page 210).

II. — EXEMPLES DE SYMBIOSES

1° Un premier exemple de symbiose nous est fourni par l'association des Mousses (*Bryum cæspiticium*) et de certaines Cyanophycées (*Phormium ambigua*? ou forme très voisine). A la faveur de l'humidité entretenue par les gaines mucilagineuses de l'Algue, la Mousse peut germer et se développer aisément dans les lieux arides, trop secs ou trop vivement éclairés.

En retour, la plante verte peut fournir quelques éléments nutritifs à l'Algue, mais c'est elle-même qui semble le plus bénéficier de l'association, surtout quand elle est encore à l'état de protonéma. Il est à remarquer que les tiges de Mousses incluses dans la gelée de l'Algue donnent beaucoup de bourgeons et de protonéma adventif, et que leurs feuilles sont particulièrement étroites et allongées (fig. 11, *IX*, *X*, page 210).

2° Les Mousses peuvent aussi réaliser des associations symbiotiques avec certains éléments mycéliens des Lichens, comme l'a démontré G. Bonnier (1). Des Champignons autres que ceux des Lichens sont également capables de participer à ces associations. Parmi ceux-ci, nous signalons une espèce à filaments blancs très étroits (largeur des *Streptothrix*), formant des masses très serrées, difficiles à dilacérer, venant très bien sur bouillon peptoné agarisé, et qui paraît être un *Oospora* (actuellement en étude). Cette espèce exerce une action particulièrement activante sur la végétation de *Phascum cuspidatum*. Les figures de la Planche IV (tubes 2 et 3) montrent les développements comparatifs obtenus avec ou sans mycélium (ensemencement des spores du 1er août, solution de Marchal glucosée à 0,5 p. 100). D'un côté (photographie du 22 septembre), on a des tiges de Mousses ayant presque atteint leur taille définitive, tandis que de l'autre, la culture ne présente que du protonéma. Cependant, cette action favorisante du Champignon n'eut qu'une durée assez courte, dans nos conditions d'expériences ; en effet, dès le 15 octobre, les plantes de Mousses commencèrent à dépérir. A ce moment, le mycélium formait à la surface du liquide des cultures un feutre très dense, épais de 2 à 3 millimètres, et par conséquent suscepceptible de gêner l'ascension de la solution nutritive jusqu'à la partie occupée par les Mousses.

---

(1) G. **Bonnier**, Germination des Lichens sur les protonémas de Mousses (*Revue gén. de botanique*, t. I, p. 165, 1889).

Mais comment expliquer l'action activante si remarquable exercée par le Champignon sur la Mousse?

On sait que, d'une façon générale, le développement d'un organisme se trouve activé quand on lui fournit des éléments analogues à ceux qu'il produit pendant sa destruction. Les récentes recherches d'Abderhalden, de Frank, etc., sur l'utilisation des groupements issus de la fragmentation de la molécule albumine ne laissent pas de doute à ce sujet.

Dans le domaine de la physiologie végétale, Molliard (1), en étudiant les ronds de sorcières, ces bandes circulaires vertes que l'on observe parfois dans les prairies, a montré qu'elles sont en rapport avec la présence d'un mycélium de Champignon dans le sol, et que dans la zone où se trouve le mycélium la terre renferme plus d'ammoniaque qu'ailleurs. Ce sont ces produits ammoniacaux qui donneraient à la végétation sa luxuriance.

Plus récemment, Trillat (2), Trillat et Fouassier (3), ont démontré que le développement de quelques Bactéries : bacille typhique, ferment lactique, etc., est particulièrement activé par la présence de gaz putrides présents dans l'eau ou dans l'air (miasmes). Ces gaz, généralement fournis par d'autres Bactéries, le *B. Proteus*, par exemple, agiraient comme aliments.

Dans le cas dont nous nous occupons, à l'action des gaz produits par le Champignon, s'ajoute vraisemblablement aussi celle des produits acides qu'il élabore aux dépens du glucose de la solution nutritive.

---

(1) M. Molliard, De l'action du *Marasmius Oreades* Fr. sur la végétation (*Bull. de la soc. bot. de France*, t. LVII, 1910).

(2) Trillat, Sur des ambiances favorables ou antiseptiques, formées par le voisinage de substances organiques en voie de putréfaction (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 15 janvier 1912, n° 3). — Action des gaz putrides sur le ferment lactique (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 5 février 1912, n° 6).

(3) Trillat et Fouassier, Influence de la nature des gaz dissous dans l'eau sur la vitalité des microbes (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 18 mars 1912, n° 12).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

I. — DÉVELOPPEMENT

1° Il est possible d'élever des Mousses en cultures pures, à l'aide de différents milieux nutritifs, liquides ou rendus solides par addition de gélose ou de gélatine.

2° Les spores de Mousses mettent des temps très variables pour germer, suivant les espèces et leur degré de maturité.

3° Le mode d'ouverture des spores dépend de la texture des membranes et peut servir à caractériser certaines espèces de Mousses.

4° Les filaments du protonéma sont généralement formés de cellules cylindriques, mais il en est qui sont composés d'éléments ellipsoïdes ou même sphériques comme ceux des protonémas de certaines Hépatiques feuillées.

5° En règle générale, la première formation issue de la spore est un filament ; mais dans certaines espèces de Mousses, il se constitue à l'origine un petit massif cellulaire d'où naissent ensuite des filaments. Le plus souvent, ces deux formes sont associées et il existe d'autant plus de germinations à simples filaments que la lumière est moins intense.

6° Dans l'étude du protonéma, il y a lieu de distinguer le protonéma rampant, le protonéma dressé et le protonéma souterrain.

7° Les cloisons du protonéma sont initialement (dans la majorité des cas) perpendiculaires aux axes ; leur obliquité et leur torsion résultent de faits secondaires. La théorie de Müller-Thurgau sur le mode de cloisonnement des filaments du protonéma n'est donc pas exacte.

8° La ramification des filaments du protonéma s'effectue, soit par la production de protubérances latérales aux cellules axiales (avec ou sans cloisonnement de celles-ci vers l'intérieur), soit par le simple allongement des cellules vers l'une ou l'autre de leurs extrémités (mode sympodique).

9° Le protonéma (*Phascum cuspidatum*), sauf dans les rhizoïdes les plus différenciés, peut donner naissance, dans des conditions déterminées, à de nombreux propagules, par simple désarticulation de ses éléments cellulaires. Ces propagules, dans la nature, sont entraînés par l'eau des pluies et constituent un puissant moyen de dispersion pour la plante.

10° On peut trouver toutes les formes intermédiaires possibles entre les rhizoïdes les plus typiques et les autres formes de protonéma. D'autre part, l'expérience démontre que l'obliquité des cloisons des rhizoïdes n'est pas due à l'absence de lumière.

11° La formation des bourgeons sur le protonéma est liée à un état de grande activité dans la nutrition de la plante, et demande notamment un éclairement suffisamment intense; elle dépend aussi, dans une certaine mesure, du degré d'humidité du milieu. En lumière atténuée, il y a même retour des jeunes bourgeons à la forme filamenteuse. Le protonéma est donc la seule forme sous laquelle la Mousse puisse persister si l'éclairement n'atteint pas un certain degré. Dans ce cas, elle continue à vivre et à se multiplier, aussi longtemps que toutes les conditions de nutrition sont satisfaites (expériences d'une durée de plusieurs années).

12° Le développement des bourgeons ne se fait pas d'une façon uniforme chez une même espèce; mais, quel que soit l'ordre des cloisonnements, on obtient toujours des pousses feuillées de forme identique.

13° Dans nos cultures, les organes sexués ne se sont formés qu'en présence de peptone (*Phascum cuspidatum*). Une nutrition abondante, une bonne aération, semblent favoriser la production des organes femelles (archégones).

14° Le développement de l'archégone (*Phascum*) a lieu d'après un processus analogue à celui qu'a décrit Gœbel pour

Mnium undulatum, et non comme chez les Hépatiques ; toutefois, il faut reconnaître que l'archégone mûr des *Phascum* a une structure très simple, voisine de celle du même organe chez les *Marchantia*.

II. — NUTRITION

15° Les Mousses ne se développent bien qu'avec des solutions faiblement salines ; elles sont très sensibles à l'influence de la concentration, puisque celle-ci doit être comprise entre 1 et 5 p. 1000 de sels si l'on veut obtenir des cultures prospères.

16° Le magnésium est un des métaux les plus indispensables au développement des Mousses.

17° Le calcium, le potassium et le fer sont également très nécessaires ; cependant la plante paraît moins sensible à l'absence de ces corps qu'à celle du magnésium ; c'est-à-dire qu'elle peut vivre un certain temps en présence de quantités extrêmement faibles de ces substances. De même, elle exige une plus grande proportion de calcium que de potassium et de fer dans les solutions nutritives.

18° Des solutions de sulfate de fer à 2 p. 1000 sont suffisantes pour empêcher toute multiplication du protonéma et des rhizoïdes, et même les faire périr. En pratique agricole, on détruit les Mousses dans les prairies en répandant des solutions de sulfate de fer très concentrées ; peut-être serait-il préférable, au point de vue des résultats, d'utiliser des solutions de plus faible concentration et de répéter les arrosages.

19° Parmi les métalloïdes, le chlore semble sans utilité pour la nutrition des Mousses ; le phosphore, l'azote, le soufre, sont au contraire indispensables, comme on l'a déjà démontré pour d'autres végétaux.

20° La peptone est assimilée par les Mousses, mais à condition que sa proportion ne dépasse pas 2 p. 1 000 dans les solutions nutritives ; nous savons déjà que cette substance favorise la formation des organes sexués.

21° Des solutions nutritives renfermant de 100 à 200 milligrammes d'azote ammoniacal par litre peuvent fournir aux Mousses l'azote nécessaire à leur développement : ces végétaux semblent même préférer, dans ces conditions de concentration, l'azote ammoniacal à l'azote nitrique. Les insuccès souvent constatés dans la pratique agricole pour les plantes de grande culture, à la suite de l'emploi du sulfate d'ammoniaque, paraissent dus à un excès de concentration de cette substance dans les liquides du sol. Les Mousses, en effet, ne supportent qu'une teneur de $0^{gr},30$ de ce sel par litre, et Mazé (*loc cit.*) a observé que le sulfate d'ammoniaque devient toxique pour le Maïs dès que sa proportion dépasse 5 p. 1 000. Mais il n'est pas douteux que cet engrais ne donnerait que d'excellents résultats si on en faisait toujours un judicieux emploi.

22° Il est possible d'obtenir des cultures sur milieux sucrés, solides ou liquides, à la lumière ou à l'obscurité. Les Mousses sont donc capables de prendre leur nourriture carbonée, de même que leur nourriture azotée (utilisation de la peptone, de la gélatine), sous la forme organique, et ces expériences montrent une fois de plus que les plantes vertes peuvent utiliser directement les substances organiques des engrais. Elles contribuent à mettre en évidence que la théorie de Liebig (1) sur l'aliment minéral, à savoir que l'engrais ne convient pas à la production du carbone de la plante, ne peut être acceptée en entier, pas plus que l'ancienne théorie de l'humus, et les faits s'accordent pour démontrer que la nutrition de la plante verte, dans le sol, en présence de substances organiques, est humo-minérale.

23° La dextrine, l'empois d'amidon, la gomme arabique, à 2 p. 100 et à $0^{gr},5$ p. 100, ont toujours gêné le développement des cultures, et il faut arriver à des concentrations très faibles de 1 à 2 p. 1000 pour que ces substances deviennent profitables aux Mousses. Quant à l'inuline, elle ne serait pas assimilée, quelle que soit sa proportion dans les milieux de cultures.

24° La lumière doit être particulièrement intense pour déterminer la formation des bourgeons, des pousses feuillées et des organes sexués. A l'obscurité ou en lumière faible, les bourgeons en voie d'organisation retournent à la forme protonéma et les tiges se couvrent de protonéma adventif.

---

(1) LIEBIG, Chimie appliquée à l'agriculture, 1844.

25° A l'obscurité, les Mousses peuvent vivre et verdir légèrement quand on leur fournit des sucres ou quelques autres substances organiques; mais, dans ces conditions, elles ne forment pas d'amidon, leur accroissement n'est jamais important, et elles se trouvent bientôt en état de souffrance manifeste. C'est que, dans la végétation, le rôle de la lumière ne se borne pas à la simple production du sucre et de quelques autres hydrates de carbone.

26° La nutrition à l'aide de substances carbonées, quelles qu'elles soient, détermine un état chlorotique de tous les tissus, comme si la chlorophylle diminuait à mesure que son rôle devient moins nécessaire et moins important. Ce fait peut être rapproché de celui de la décoloration des plantes saprophytes.

27° L'action de la pesanteur se fait surtout sentir sur les axes des tiges (géotropisme négatif). Le protonéma paraît tantôt insensible à l'action de la pesanteur, tantôt positivement ou négativement géotropique.

28° Une température de 16° à 25° paraît répondre aux conditions optima de végétation pour les espèces que nous avons étudiées. Dans nos expériences, la germination n'a pas eu lieu au-dessous de 5 à 7°, et la végétation s'est arrêtée au-dessus de 45°.

29° Les besoins des Mousses en oxygène ne sont pas aussi grands qu'on pourrait le supposer. C'est ainsi qu'elles se développent et donnent des pousses feuillées sous des épaisseurs de gélose de 5 à 6 centimètres. Toutefois l'anaérobiose complète ne peut être réalisée.

30° Les Mousses sont plus ou moins reviviscentes, même à l'état de protonéma, lorsqu'elles se dessèchent progressivement et à l'ombre.

31° Une trop grande humidité retarde la formation des pousses feuillées.

32° Les changements de structure apportés par l'action des différents milieux de cultures ne sont pas très importants et paraissent dépourvus de valeur héréditaire : ils portent sur les dimensions et la forme des cellules du protonéma, la coloration et l'épaisseur des membranes, l'allongement des entre-nœuds des pousses feuillées, la régularité du contour des feuilles, etc.

33° Les Mousses peuvent vivre en symbiose avec des Cyanophycées ou des Champignons. Sur milieu sucré, certains filaments mycéliens activent leur développement d'une façon très remarquable (1).

---

(1) Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne. J'adresse à M. Gaston Bonnier tous mes remerciements pour l'accueil que j'y ai reçu et pour les encouragements qu'il m'a donnés.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

Chapitre I. — *Historique et Technique.*

Historique ... 111
Technique ... 112
A. Matériel ... 112
B. Milieux de cultures : *a*) milieux solides ; *b*) milieux liquides; *c*) substratums humides : cultures sur papier-filtre, sur coton hydrophile seul, sur papier et coton hydrophile, sur plaques de porcelaine, sur écorces, etc. ...
C. Soins à donner aux cultures ... 118

Chapitre II. — *Germination des spores et développement des pousses feuillées.*

A. La spore ... 122
a) Ensemencement des spores. — *b*) Germination des spores : durée de la germination ; influence de l'espèce, du degré de maturité de la spore; action de la lumière, de la chaleur, de l'humidité ; ouverture de la spore.
B. Le protonéma ... 129
Premières formations du protonéma. Le filament principal. Nombre de filaments issus de la spore. Allongement et cloisonnement des filaments.
1° Le protonéma rampant : sa ramification ; aspect général des rameaux ; cytologie ... 138
2° Le protonéma dressé. Formation des propagules issus de ce protonéma ...
3° Le protonéma souterrain : rhizoïdes et formes voisines ... 151
C. La pousse feuillée ... 155
1° Les bourgeons. Conditions de leur formation. Développement ... 155
2° La tige ... 161
3° Les feuilles ... 163
D. Les organes sexués ... 165
Conditions de leur formation. Morphologie. Proportion des sexes dans les espèces bisexuées. Structure et développement des archégones et des anthéridies.

Chapitre III. — *Nutrition des Mousses.*

A. Valeur nutritive de quelques métaux et métalloïdes ... 171
Action du calcium, du potassium, du magnésium, du fer, du phosphore, du chlore, du soufre, de l'azote ... 173
B. Utilisation de l'azote organique ... 178
1° Nutrition à l'aide de substances organiques azotées. Utilisation de la peptone ... 179
2° Assimilation de l'azote ammoniacal ... 181
C. Assimilation du carbone à l'état organique ... 182
1° Cultures sur gélose + solution de Marchal ... 183
2° Cultures sur gélatine + solution de Marchal ... 186
3° Cultures sur gélose et gélatine seules ... 186
4° Cultures sur milieux sucrés ou renfermant différents hydrates de carbone : glucose, lévulose, maltose, lactose, sac-

charose, dextrine, empois d'amidon, inuline................ 186
a) A la lumière.. 191
b) A l'obscurité.. 193

CHAPITRE IV. — *Action des agents physiques extérieurs.*

A. Action de la lumière..................................... 195
B. Action de la pesanteur.................................... 202
C. Action de la chaleur...................................... 203

CHAPITRE V. — *Action du milieu. Exemples de symbiose.*

I. Modifications apportées par divers changements de milieux. Cultures sur gélose, sur milieux sucrés ou peptonés. — Cultures pour lesquelles l'azote a été fourni sous la forme ammoniacale. — Cultures n'ayant pas donné un bon développement de la plante.— Action de la nature physique du substratum. — Action de l'eau. — Action de l'air : anaérobiose. — Action du parasitisme....... 204
II. Exemples de symbiose..................................... 213

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.. 216

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Action du glucose, *Phascum cuspidatum*.

A gauche, culture avec solution nutritive de Marchal, du 20 juin au 20 septembre.

A droite, culture avec cette même solution additionnée de glucose à 0,5 p. 100 (même durée). Remarquer la ramification des tiges.

PLANCHE II

Tube 1 (numéros de gauche à droite). *Hypnum purum* : développement comparatif en milieu aquatique et en milieu aérien.

Tube 2. Culture sur porcelaine poreuse ; protonéma dans le liquide.

Tube 3. Culture sur gélose nutritive (solution de Marchal glucosée).

Tube 4. *Phascum cuspidatum*, cultures sur gélose et incluses dans ce milieu. Les chiffres inscrits sur le tube indiquent les limites d'accroissement du protonéma, du 1er juillet au 20 septembre ; les tiges aériennes sont coudées parce que l'orientation de la lumière a été changée à un moment donné.

PLANCHE III

A gauche, culture de *Phascum cuspidatum* sur gélose additionnée d'une solution de Marchal glucosée à 0,5 p. 100 ; du 16 juillet au 20 septembre.

A droite, culture de *Phascum cuspidatum* sur milieu glucosé à 0,5 p. 100, placée à l'obscurité, du 10 août au 20 septembre.

PLANCHE IV

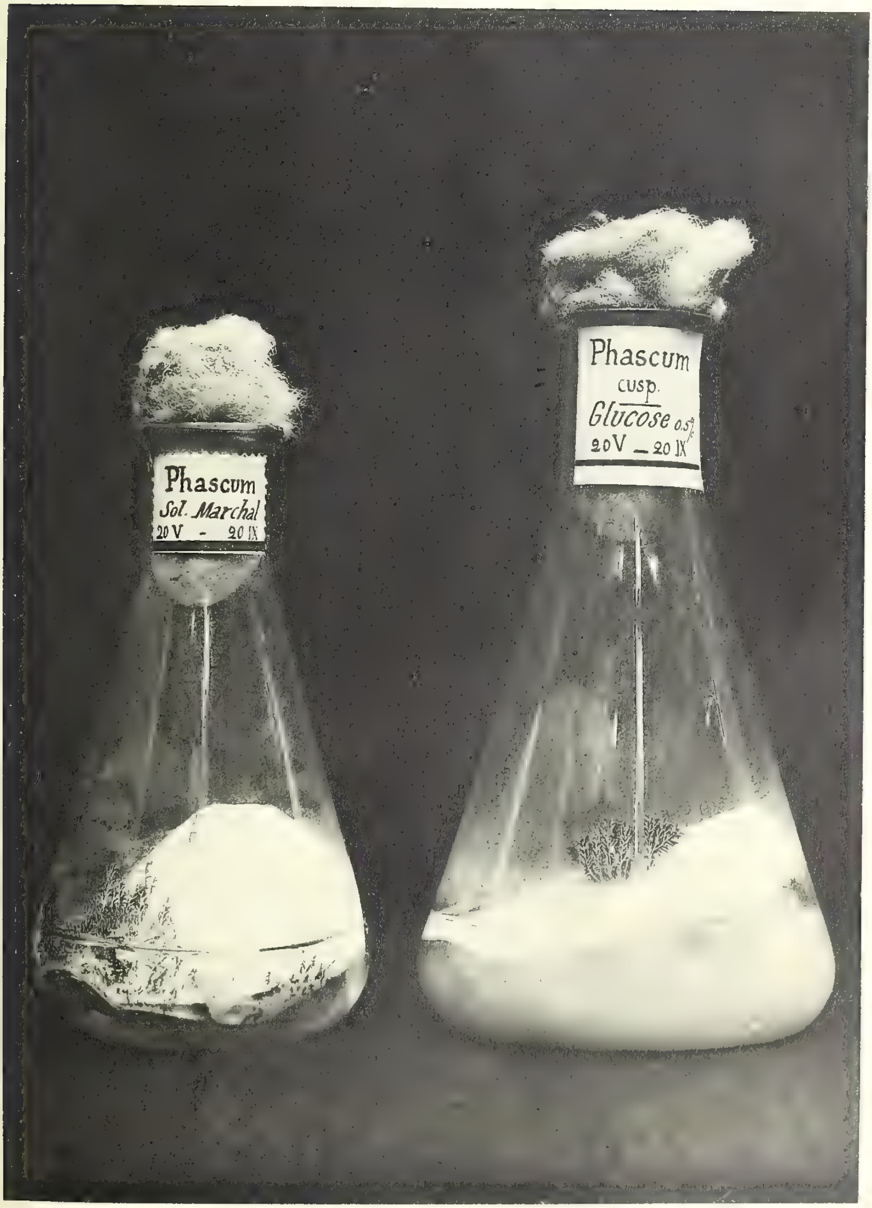
Tube 1 (numéros de gauche à droite). Culture de *Funaria hygrometrica* sur gélose et en lumière unilatérale. Il ne s'est formé de pousses feuillées que du côté le plus exposé à la lumière.

Tube 2. Témoin pour la culture du tube 3. Expériences du 1er août au 22 septembre.

Tube 3. Culture de *Phascum cuspidatum*, en milieu sucré, activée par la présence d'un mycélium de Champignon, un *Oospora* ?

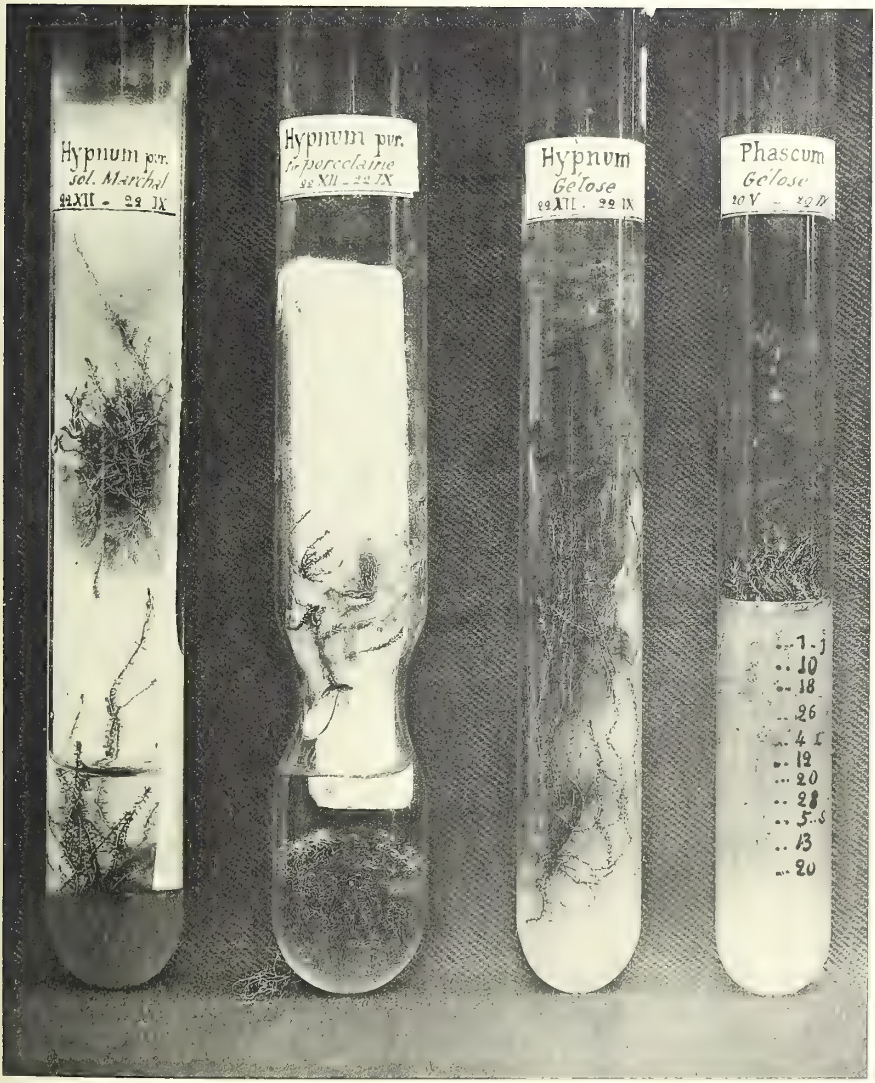
Tube 4. Culture de protonéma (*Phascum*) à l'abri de l'air, au sein d'une masse de gélose nutritive (tube fermé par un bouchon de paraffine). Dans ces conditions, il ne s'est développé que la partie correspondant à la petite tache située à gauche du tracé délimitant la culture initiale. Expériences du 1er août au 22 septembre. A cette dernière date, la culture était en voie de dépérissement.

24 MAY 1913


Phascum
Sol. Marchal
20 V - 20 IX
Phascum
cusp.
Glucose 0.5%
20V _ 20 IX

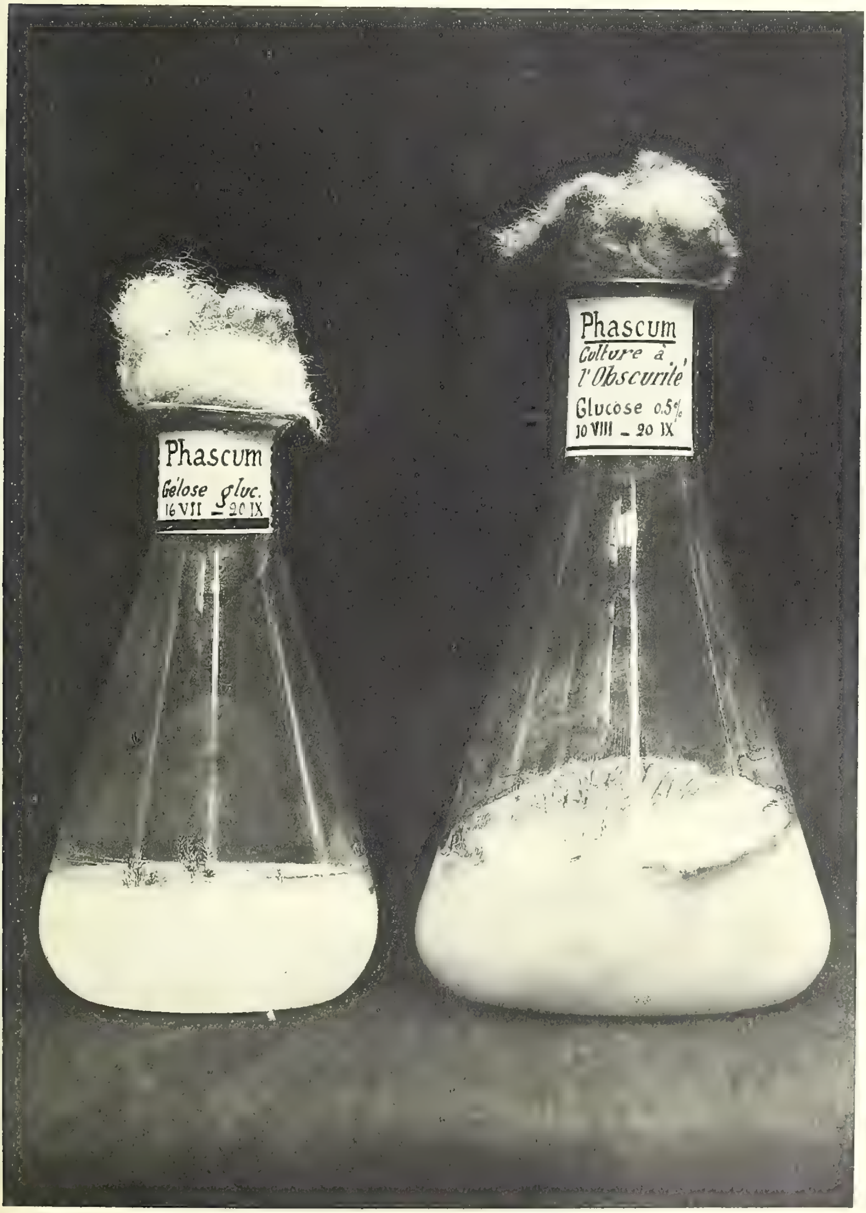
NUTRITION DES MOUSSES

Masson & Cie, Editeurs


Hypnum pur.
sol. Marchal
22 XII - 22 IX
Hypnum pur.
sur porcelaine
22 XII - 22 IX
Hypnum
Gélose
22 XII - 22 IX
Phascum
Gélose
20 V - 29 IV
7 j
10
18
26
4 I
12
20
28
5 s
13
20

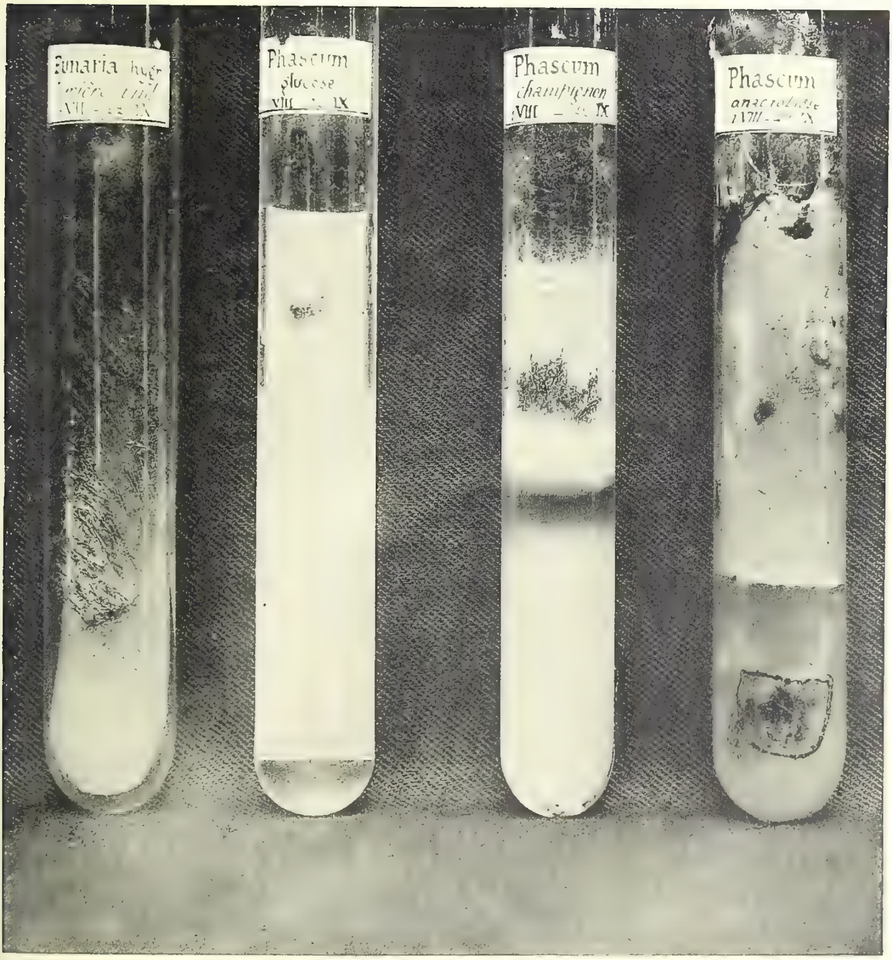
NUTRITION DES MOUSSES

Masson & Cie, Editeurs


Phascum
Gélose gluc.
16 VII – 20 IX
Phascum
Culture à l'Obscurité
Glucose 0.5%
10 VIII – 20 IX

NUTRITION DES MOUSSES

Masson & Cie, Éditeurs


Funaria hygr
lumière ...
VII - IX
Phascum
glucose
VIII - IX
Phascum
champignon
VIII - IX
Phascum
anaerobiose
VIII - IX

NUTRITION DES MOUSSES

Masson & Cie, Éditeurs.

[illegible]

89e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVII. Nos 5 et 6.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 5 et 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Juillet 1913.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger.............. 30 fr.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

DE

QUELQUES ESPÈCES DU GENRE COTYLEDON

Par André DAUPHINÉ

La famille des Crassulacées présente une très grande homogénéité dans les caractères des différentes espèces qui la constituent. Cette homogénéité a été de tous temps constatée par les Botanistes descripteurs qui se sont occupés de ces plantes, et il en est résulté de nombreuses controverses sur le groupement des espèces en genres et sur la valeur qu'il faut attribuer à ces groupements.

Dans un premier Mémoire, consacré à l'étude du genre *Kalanchoe* (1), M. Raymond Hamet et moi avons entrepris de rechercher si les caractères anatomiques des Crassulacées, qui jusqu'à ce jour n'avaient donné lieu à aucune étude systématique un peu approfondie, seraient susceptibles de s'ajouter aux caractères morphologiques utilisés par les classificateurs. Or ce travail, ainsi que les premiers renseignements que nous a donnés un coup d'œil rapide jeté sur l'anatomie des principaux genres, nous a convaincus qu'à l'homogénéité des caractères morphologiques correspondait une homogénéité non moins frappante des caractères anatomiques. De plus, alors que dans de nombreuses familles les différents appareils (de soutien, de conduction, d'excrétion, etc.) qui concourent à l'organisation de la plante, sont plus ou moins compliqués et peuvent fournir de nombreux et utiles renseignements, les Crassulacées se font remarquer par une structure généralement très simple, avec un minimum de différenciation des tissus. Il ne nous est donc pas encore possible de donner pour tel ou tel genre de cette famille des caractéristiques anatomiques suffisantes pour fournir un critérium d'identification, et nous devons nous borner, pour le moment, à étudier dans chacun des genres actuellement admis le plus grand nombre d'espèces possible.

---

(1) André Dauphiné et Raymond Hamet, Contribution à l'étude anatomique du genre *Kalanchoe* (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XIV, 1912).

Les caractères que nos premières observations nous ont fait retenir comme les plus propres à intéresser la classification, sont tirés de l'épiderme, de la position initiale de l'assise péridermique, de la structure de l'anneau ligneux, du mode d'insertion foliaire au point de vue vasculaire et du polymorphisme anatomique de la tige proprement dite et de la hampe florale. Le mode d'insertion foliaire est particulièrement intéressant pour la distinction des espèces et pourra plus tard être utilement employé pour caractériser les genres et en déterminer les affinités.

Le genre *Cotyledon*, auquel est consacré le présent Mémoire, n'a fait l'objet, jusqu'ici, d'aucune étude anatomique. Les espèces que j'ai eues à ma disposition sont les suivantes : *C. macrantha*, *C. Barbeyi*, *C. reticulata*, *C. Umbilicus L* = *Umbilicus pendulinus DC.* J'ai pu y étudier la structure de la tige, du pétiole, du limbe et de la hampe florale ; la racine, manquant à tous les échantillons, m'est jusqu'à présent inconnue.

Pour les caractères généraux de la structure des Crassulacées, je renverrai à l'étude détaillée que M. R. Hamet et moi avons faite du *Kalanchoe crenata* (1), dont la description peut s'appliquer, dans ses grandes lignes, à toutes les plantes de cette famille, sauf en ce qui concerne l'insertion foliaire.

Un fait nouveau est à signaler : c'est la présence dans le *C. reticulata* de cellules à gommes se distinguant par leur taille des éléments voisins (fig. 1).

Les gommes contenues dans ces cellules présentent les réactions suivantes :

Solubilité dans l'eau, avec laquelle elles donnent une solution de consistance sirupeuse ;

Insolubilité dans l'alcool ;

---

(1) *Loc. cit.*

Coagulation par l'acétate de plomb ;

Coloration en rouge vif par le rouge de ruthénium, en bleu par le sulfate de cuivre et la potasse ;

Absence des colorations en rouge par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique, en bleu par le chloroiodure de zinc iodé, ou par l'acide iodhydrique fumant iodé.

Nous pouvons donc les considérer comme des gommes d'origine pectique, sans mélange de produits cellulosiques. La membrane des cellules à gommes est formée de cellulose non modifiée.

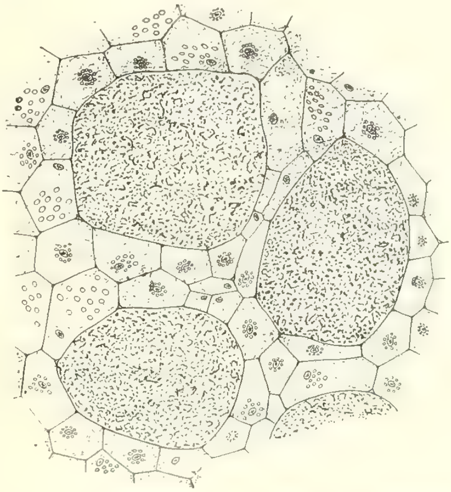


Fig. 1. — *C. reticulata.* — Cellules à gommes dans le parenchyme cortical (fixées dans l'alcool). Gr. = 100.

La tige des *Cotyledon* présente souvent des faisceaux disséminés dans le parenchyme cortical et qui ont été signalés par différents auteurs dans d'autres genres de Crassulacées. Ainsi que nous l'avons montré pour les *Kalanchoe*, ces faisceaux ne sont le plus souvent que des faisceaux foliaires qui se détachent du cylindre central au-dessous de l'insertion de la feuille ; ils ont un parcours plus ou moins vertical dans l'écorce et peuvent y acquérir une structure particulière avec bois central entouré de liber. Cette structure résulte, comme nous l'avons montré pour le *Kalanchoe thyrsiflora* (1), du développement de l'assise génératrice d'un faisceau libéro-ligneux sur les flancs et en dessous des premiers vaisseaux.

Je désignerai désormais cet aspect particulier de la disposition superposée et secondaire sous le nom de *disposition pseudo-centrique*, le terme de *disposition centrique* ayant été défini par Chauveaud (2) comme désignant une structure primitive.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 211.

(2) Chauveaud, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XIII, 1911.

C. **macrantha** Berger.

Tige. — Épiderme lisse. Liège d'origine sous-épidermique. Pas de phelloderme. Pas de collenchyme périphérique. Parenchyme cortical recloisonné dans le sens radial, principalement dans les assises les plus externes. Collenchyme profond, angulaire, d'origine cortico-libérienne, en îlots irréguliers. Anneau ligneux comprenant, à la partie interne, des vaisseaux nombreux dans un parenchyme cellulosique, à la partie externe, des fibres ligneuses avec des vaisseaux assez rares. Moelle persistante et cellulosique.

Insertion foliaire. — Cylindre central envoyant dans la feuille un double système vasculaire : le premier comprenant un nombre variable de faisceaux émis au-dessous de l'insertion de la feuille, ayant un parcours vertical dans l'écorce, y acquérant une disposition pseudo-centrique, et vascularisant la face inférieure du pétiole ; le second comprenant : 1° un groupe libéroligneux complexe, émis au niveau de l'insertion de la feuille et formant le faisceau médian du pétiole ; 2° quatre faisceaux latéraux.

Pétiole. — Épiderme lisse. Parenchyme homogène. Pas de collenchyme périphérique. Un faisceau médian, quatre faisceaux latéraux se ramifiant. Nombreux petits faisceaux se ramifiant. Collenchyme angulaire autour des faisceaux principaux.

Limbe. — Épiderme lisse. Mésophylle homogène. Un faisceau médian et nombreux faisceaux très ramifiés disséminés dans le mésophylle. Massifs de collenchyme très différenciés au-dessous du liber.

Hampe florale. — Épiderme lisse. Pas de périderme. Pas de collenchyme périphérique. Parenchyme cortical non recloisonné. Pas de collenchyme profond. Anneau ligneux comprenant uniquement des vaisseaux dans un parenchyme cellulosique. Moelle persistante et cellulosique.

C. **Barbeyi** Schweinfurth.

Tige. — Épiderme lisse. Liège d'origine sous-épidermique, très développé. Pas de phelloderme. Pas de collenchyme périphérique. Parenchyme cortical recloisonné (1). Collenchyme profond cortico-libérien. Anneau ligneux comprenant, à la partie interne, des vaisseaux dans un parenchyme cellulosique, à la partie externe, une zone fibreuse homogène. Moelle persistante et cellulosique.

Insertion foliaire. — Cylindre central envoyant dans le pétiole : 1° un groupe libéro-ligneux double ; 2° deux faisceaux latéraux se bifurquant dans l'écorce.

Pétiole. — Épiderme lisse. Pas de collenchyme périphérique. Parenchyme homogène. Nervure centrale constituée par des faisceaux distincts à la base du pétiole, puis se confondant et pouvant acquérir au sommet une disposition pseudocentrique plus ou moins complète. Collenchyme angulaire très différencié autour de la nervure centrale. Deux faisceaux latéraux, et nombre de plus en plus grand de petits faisceaux disséminés dans le parenchyme.

Limbe. — Épiderme lisse. Mésophylle homogène. Nervure médiane présentant, suivant le niveau, soit une disposition

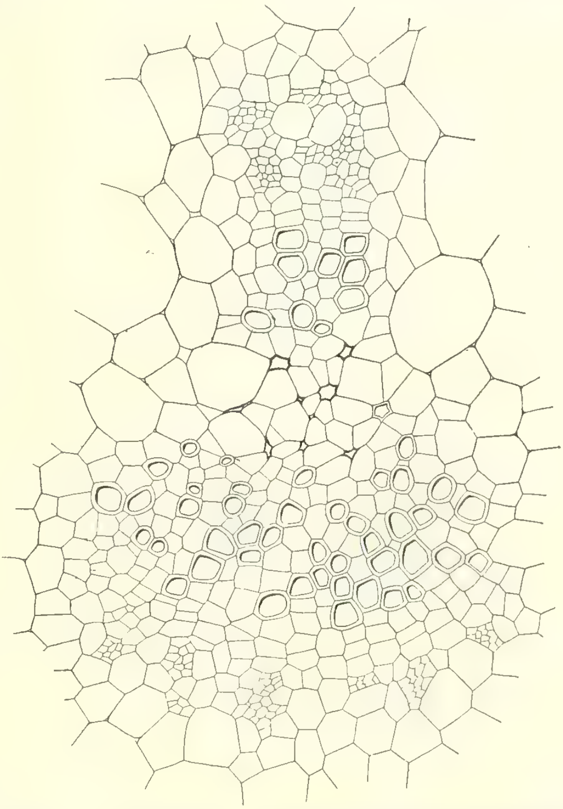


Fig. 2. — *C. Barbeyi.* — Limbe, nervure médiane présentant deux groupes libéro-ligneux inverses. Gr. = 180.

---

(1) On observe parfois dans le parenchyme cortical du *C. Barbeyi* la présence d'un petit faisceau libéro-ligneux, détaché du cylindre central, mais se terminant dans l'écorce, sans relations avec l'insertion foliaire.

pseudo-centrique plus ou moins complète, soit deux groupes libéro-ligneux inverses (fig. 2). Nervures latérales se divisant et nombreux petits faisceaux disséminés dans le mésophylle.

[L'origine du faisceau inverse de la nervure médiane est due à une modification de la disposition pseudo-centrique. L'assise génératrice, au lieu de former un anneau continu autour des premiers vaisseaux, ne s'établit qu'au-dessus de ceux-ci, donnant naissance à un secteur libéro-ligneux inverse du faisceau initial. On peut d'ailleurs observer tous les passages entre la disposition pseudo-centrique et les deux groupes inverses.]

Hampe florale. — Épiderme lisse. Pas de périderme. Parenchyme cortical non recloisonné. Pas de collenchyme périphérique ni profond. Anneau fibreux, homogène et continu, avec très peu de vaisseaux persistants à la partie interne. Moelle persistante et cellulosique.

C. reticulata Thunberg.

Tige. — Épiderme inconnu. Liège d'origine périphérique, très régulier et très développé. Pas de phelloderme. Parenchyme cortical non recloisonné avec cellules à gommes de grande taille (fig. 1). Bois ne formant pas un anneau continu, constitué par des groupes de vaisseaux dans un parenchyme cellulosique, séparés par des rayons médullaires parenchymateux. Moelle persistante et cellulosique.

Insertion foliaire. — Cylindre central envoyant dans la feuille un double système vasculaire comprenant : 1° Un nombre variable de faisceaux émis au-dessous de l'insertion de la feuille, ayant un parcours vertical dans l'écorce et acquérant une disposition pseudo-centrique ; 2° un groupe libéro-ligneux émis au niveau de la feuille, traversant horizontalement l'écorce sans s'y ramifier.

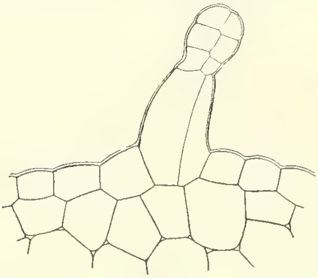


Fig. 3. — *C. reticulata.* — Feuille, épiderme et poil. Gr. = 135.

Feuille. — Non pétiolée, à section cordiforme. Épiderme présentant des poils pluricellulaires (fig. 3). Mésophylle homogène avec grandes cellules à gommes. Faisceau médian sans gaine ou massif du collenchyme. Nombreux petits vaisseaux disséminés dans le mésophylle.

Hampe florale. — Épiderme présentant des poils pluricellulaires analogues à ceux de la feuille. Liège d'origine sous-épidermique. Pas de phelloderme. Parenchyme cortical non recloisonné avec grandes cellules à gommes. Bois formant un anneau continu et comprenant : 1° un anneau homogène de fibres ligneuses de petit diamètre avec de très rares vaisseaux persistants à la partie interne ; 2° une zone externe d'éléments sclérifiés à membranes minces, provenant de la lignification de l'assise génératrice et du méristème secondaire (fig. 4). Moelle non persistante.

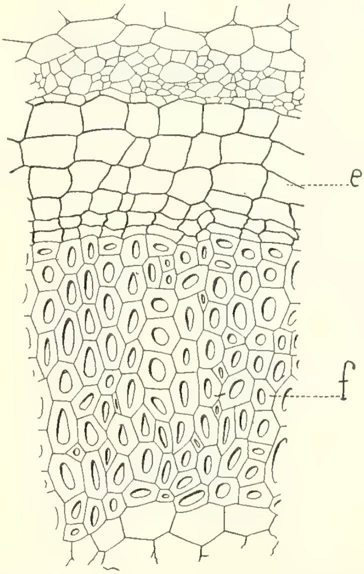


Fig. 4. — *C, reticulata*. — Hampe florale, portion de l'anneau libéro-ligneux : *f*, fibres ligneuses ; *el*, éléments lignifiés à membranes minces. Gr. = 270.

C. Umbilicus L. = Umbilicus pendulinis DC

Tige. — Épiderme lisse. Pas de périderme. Parenchyme cortical non recloisonné. Pas de collenchyme périphérique ni profond. Anneau ligneux continu comprenant à la partie interne un assez grand nombre de vaisseaux persistants dans un parenchyme cellulosique, à la partie externe un anneau de fibres ligneuses avec des vaisseaux peu nombreux, parfois entourés de quelques éléments cellulosiques. Moelle persistante et cellulosique.

Insertion foliaire. — Cylindre central envoyant dans le pétiole un groupe libéro-ligneux se divisant aussitôt dans l'écorce en un faisceau médian et deux faisceaux se divisant eux-mêmes en deux.

Pétiole. — Section engainante à la base, puis devenant progressivement subcirculaire. Épiderme lisse. Pas de collenchyme périphérique. Parenchyme homogène avec grandes lacunes provenant d'une destruction de cellules. Un faisceau médian et quatre faisceaux latéraux à la base, acquérant une disposition pseudo-centrique plus ou moins complète avec gaine de collenchyme dans la région cylindrique du pétiole et se divisant vers le limbe.

Limbe (en forme de cornet pour les feuilles inférieures, aplati pour les feuilles supérieures, avec toutes les formes de passage, mais structure uniforme). — Épiderme lisse. Mésophylle homogène. Nombreux faisceaux disséminés dans le mésophylle.

Hampe florale. — Épiderme lisse. Pas de périderme. Pas de collenchyme périphérique ni profond. Bois comprenant à la partie interne des groupes de vaisseaux dans un parenchyme cellulosique, puis un anneau fibreux homogène sans aucun vaisseau. Moelle persistante et cellulosique, sauf autour des groupes de vaisseaux, où elle est lignifiée.

DIFFÉRENCIATION DES TISSUS DANS LE BOURGEON VÉGÉTATIF

DU

CORDAITES LINGULATUS B. REN.

Par O. LIGNIER

Le bourgeon végétatif qui va faire l'objet de cette étude a été rencontré dans un fragment de silex provenant du Stéphanien de Grand'Croix (Loire). Il le traversait de part en part sur une longueur d'environ 3 centimètres. Sur les cassures du silex son aspect était, à l'une et à l'autre extrémité, celui de la coupe transversale d'un bourgeon de Graminée.

Ayant pratiqué, pour son étude, un certain nombre de coupes transversales et longitudinales, j'ai pu, malgré une conservation en général assez mauvaise, y recueillir des données intéressantes pour l'histoire des Cordaïtes. Ce sont elles que je me propose d'exposer ici.

Qu'il me soit permis tout d'abord d'adresser mes plus vifs remerciements à M. Lecomte, professeur au Muséum, qui, avec la plus grande obligeance, m'a, pour la comparaison, prêté un certain nombre des préparations de B. Renault.

Détermination spécifique.

Au voisinage presque immédiat du bourgeon proprement dit et concentriquement par rapport à lui se trouvent des débris de feuilles cordaïtéennes adultes dont l'épaisseur est d'environ 400 μ et dans lesquelles les nervures sont écartées de près de 600 μ (fig. 1).

L'appareil prosenchymateux n'y est représenté que par des cordons infra et supervasculaires. La section transversale des premiers est sensiblement triangulaire à base contiguë au faisceau, celle des seconds est plutôt lamelleuse et dirigée perpendiculairement à la surface du limbe ; cette dernière est en outre un peu plus allongée que la première.

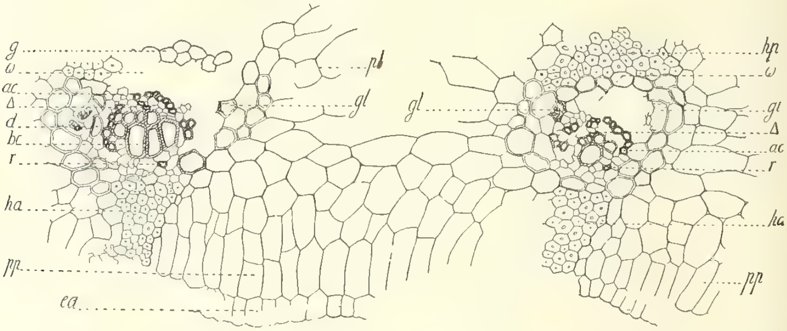


Fig. 1. — Section transversale d'une feuille adulte du *Cordaites lingulatus* montrant deux faisceaux libéro-ligneux et le mésophylle intercalé ; Gr. $\frac{475}{2}$. Beaucoup de tissus illisibles n'ont pas été reproduits. *ea*, épiderme antérieur ; *ha* et *hp*, cordons hypodermiques antérieurs et postérieurs ; *pp*, parenchyme en palissade ; *pl*, parenchyme lacuneux ; *g*, gaine des faisceaux ; *gl*, glandes ; Δ, pôle ligneux ; *bc*, bois centripète ; *ac*, arc centrifuge ; *r*, extension antérieure de l'arc centrifuge ; *d*, cellules ligneuses diaphragmatiques : ω, régions libériennes (détruites).

Dans les faisceaux le pôle trachéen, Δ, du massif ligneux centripète, *bc*, est entouré vers l'extérieur par un arc ligneux étroit, *ac*, qui, dans les plus gros faisceaux, en reste partout séparé par quelques éléments parenchymateux.

Latéralement au massif centripète, entre lui (ou bien entre l'arc) et la gaine, se voient souvent de larges éléments, *d*, peu allongés, dont les parois sont aréolées de même que celles des gros vaisseaux du bois centripète et qui doivent probablement être comparés aux cellules ligneuses diaphragmatiques si fréquentes à la marge des faisceaux foliaires des Cycadées ou de certaines Conifères actuelles. Lorsque l'arc ligneux centrifuge est bien caractérisé latéralement, il s'intercale entre le massif centripète et les cellules diaphragmatiques.

La région libérienne, ω, qui se trouvait en face du pôle ligneux Δ, est presque toujours entièrement détruite dans mon échantillon ou du moins est devenue illisible.

Tous ces tissus proprement dits du faisceau sont entourés par une gaine, *g*, d'épaisseur variable, qui, de chaque côté, semble avoir renfermé un appareil glandulaire, *gl*.

Le mésophylle parenchymateux est bien caractérisé comme chlorophyllien et se divise en deux régions, l'une palissadique, *pp*, constituée par deux ou parfois trois assises, l'autre lacuneuse, *pl*, avec cellules allongées transversalement.

Ce sont là autant de caractères qui permettent de reconnaître sans aucun doute l'espèce décrite par B. Renault sous le nom de *C. lingulatus* (1).

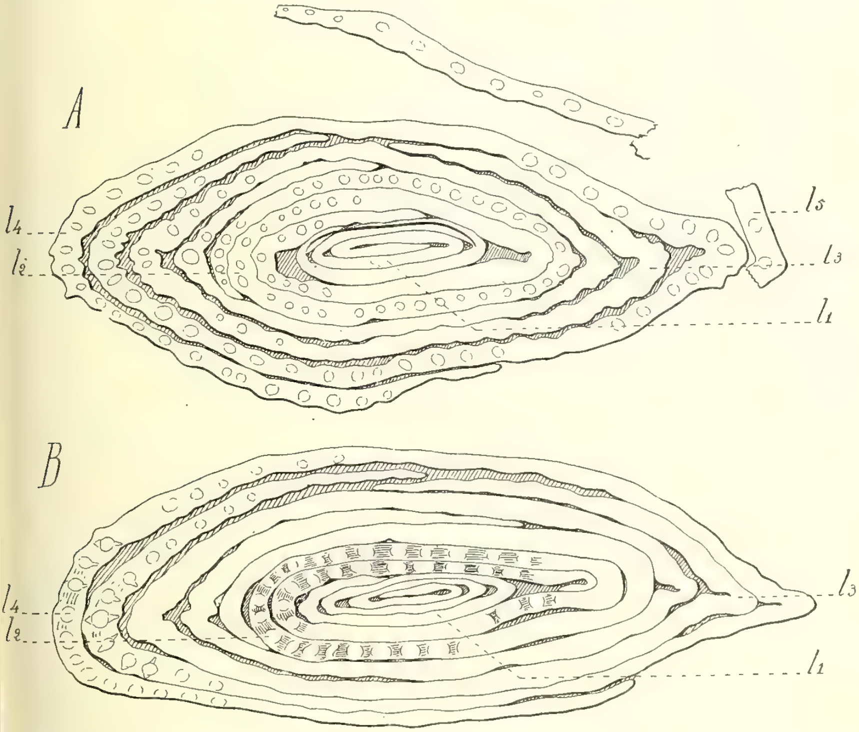


Fig. 2. — Sections transversales du bourgeon; Gr. $\frac{25}{2}$. *A*, la plus rapprochée de la base ; *B*, la plus rapprochée du sommet. Ce bourgeon a été fortement comprimé verticalement. l_1, l_2, l_3, l_4, l_5, feuilles successives de l'intérieur vers l'extérieur. La feuille, l_5 est déjà en grande partie détachée du bourgeon ; elle n'en fait plus partie sur les sections du sommet.

Comme ces feuilles adultes sont distribuées concentriquement autour du bourgeon et à peu de distance de lui, il semble logique de les considérer comme ayant été portées sur le sommet du même rameau que le bourgeon lui-même. D'autant plus que sur la section que je considère comme la plus rapprochée de sa base (*A*, fig. 2) l'une d'elles, l_5, est encore partiellement accolée à lui.

---

(1) Renault B., *Structure comparée de quelques tiges de la Flore carbonifère*, p. 301, pl. 16, fig. 5, Clichy, 1879, et *Cours de Botanique fossile*, vol. I, p. 91, pl. 12, fig. 5, Paris, 1881.

Du reste cette conclusion est également appuyée par l'étude des tissus et de la structure de la feuille la plus extérieure du bourgeon lui-même, à condition, bien entendu, de tenir compte des variations de taille dues à sa jeunesse.

Ainsi donc aucun doute n'est possible, le bourgeon en question est celui du *C. lingulatus*.

Organisation générale.

a. La section transversale du bourgeon est ovale allongée avec grand diamètre de 7^{mm},40 et petit diamètre de 3^{mm},08 (*A*, fig. 2). Mais, comme je l'ai déjà dit, il est évident que c'est là une forme entièrement accidentelle, due probablement à une compression verticale, et non à l'organisation même du bourgeon.

Tandis que suivant la verticale les limbes sont fortement serrés les uns contre les autres et plus ou moins écrasés, suivant l'horizontale ils sont au contraire, tous, fortement écartés les uns des autres, tout en continuant du reste à y être comprimés verticalement. Et puis je montrerai plus loin que l'ordre phyllotaxique des feuilles ne correspond nullement à cet aplatissement; c'est du reste ce que faisait également prévoir ce que l'on sait de la phyllotaxie des tiges.

Ainsi, malgré son aspect actuel, le bourgeon ne devait pas être aplati. Tout paraît indiquer au contraire qu'il était complètement cylindrique, comme du reste celui du *C. tenuistriatus* que Renault a figuré, Pl. 16, fig. 1 (*loc. cit.*, *Flor. carb.*).

b. On n'y compte que quatre feuilles qui, comme je l'ai déjà dit, sont convolutées (1). Ces feuilles sont complètement indépendantes les unes des autres, sans imbrication de leurs bords, c'est-à-dire que le cornet formé par chacune d'elles est entièrement séparé à l'intérieur du cornet formé par la feuille précédente (fig. 2 et 3).

---

(1) Ce mode d'enroulement des feuilles cordaïtéennes a déjà été observé par Grand'Eury pour le *C. duplicinervis* (*Flore carb. du dép. de la Loire et du centre de la France*, Mém. Ac. Sc., 1877, p. 210 et fig. 3′, pl. XVIII) et par B. Renault pour le *C. tenuistriatus* (*loc. cit.*, Flore carb., p. 298, pl. 16, fig. 1.)

c. La comparaison entre les deux sections transversales de l'échantillon qui sont le plus éloignées l'une de l'autre (elles étaient distantes d'un peu plus de 2$^{\text{cm}}$, 5), ne montre que peu de différence (*A* et *B*, fig. 2). On ne peut donc y trouver aucun renseignement sur la façon dont se faisait l'insertion sur le sommet de la tige. Mais du moins cette comparaison permet d'affirmer que le bourgeon était très allongé, c'est à-dire conforme à ce que l'on en savait déjà.

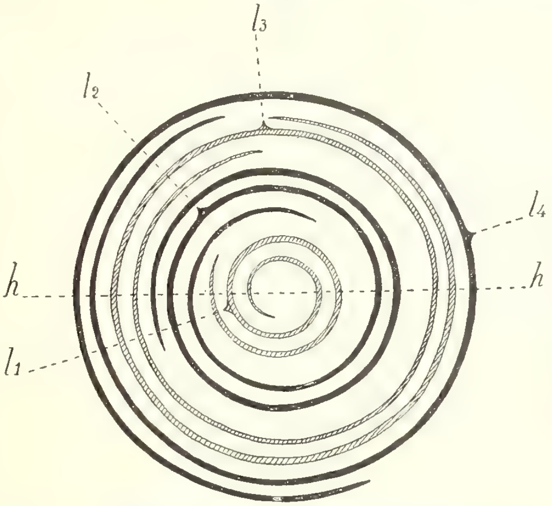


Fig. 3. — Diagramme du bourgeon. Comparer avec la figure 2, *A*. Mêmes lettres que dans cette figure, mais, cette fois, elles sont placées chacune dans le plan médian du limbe qu'elles représentent ; *hh*, plan horizontal.

Elle permet également de déterminer dans quelle direction se trouvait la base. La présence de la cinquième feuille, l_5, encore partiellement accolée en *A* et complètement détachée en *B*, puisqu'elle y est disparue, fait déjà penser que la coupe *A* est inférieure à la coupe *B*. Mais cela est confirmé par certaines particularités de la structure des jeunes feuilles, par exemple par leur largeur relative qui est moindre sur la coupe *A* que sur la coupe *B*, ou encore par l'aplatissement du bourgeon qui est plus grand sur cette dernière.

d. Les dimensions des feuilles successives sont difficiles à estimer en raison de l'aplatissement général des tissus et de la contraction considérable qu'il a dû infliger à certaines parties du limbe, en raison aussi de la dessiccation qui a dû frapper le bourgeon avant son inclusion dans la silice. Cependant les mêmes causes d'erreur se produisant à peu près pour toutes, il est possible d'utiliser leurs dimensions relatives. Elles sont les suivantes :

	Épaisseur (1).	Largeur	
	Coupe A.	Coupe A.	Coupe B.
1re feuille (intérieure)	$0^{mm},18$	$0^{mm},76$	$0^{mm},84$
2e —	$0^{mm},32$	$1^{mm},57$	$1^{mm},95$
3e —	$0^{mm},35$	$2^{mm},00$	$2^{mm},52$
4e — (extérieure)	$0^{mm},39$	$2^{mm},15$	$2^{mm},55$

Ces dimensions démontrent que déjà dans le bourgeon les feuilles étaient spatulées. Dans celles qui sont les plus extérieures on peut compter 75 à 80 nervures.

e. La convolutation des feuilles ne se fait pas toujours dans le même sens. C'est ainsi que dans la feuille la plus intérieure, l_1 (fig. 2 et 3), elle est sénestre, l'observateur étant supposé placé au centre du bourgeon, c'est-à-dire que le bord droit y est externe et le bord gauche interne, tandis que dans les trois feuilles extérieures, l'enroulement est dextre et qu'il en était probablement de même pour la 5e feuille (l_5, *A* fig. 2) (2).

f. Si, pour rechercher l'ordre phyllotaxique des feuilles dans le bourgeon, on vient à admettre que le milieu de leur limbe coïncide à peu près avec leur plan de sortie du rameau, on remarque bien vite que c'est là une supposition erronée. Les distances angulaires constatées de cette façon entre les feuilles successives sont en effet les suivantes (fig. 3) : de la 4e à la 3e, 77° ; de la 3e à la 2e, 40° ; de la 2e à la 1re, 65°. Mais, du moins, il semble indiscutable que la symétrie du rameau devait être spiralée, comme d'ordinaire chez les Cordaïtées. Probablement que les feuilles étaient plus ou moins asymétriques ; peut-être aussi subissaient-elles des relèvements vers le plan horizontal du rameau, comme cela se produit assez fréquemment chez les Conifères actuelles. Et puis, enfin, la compression externe subie latéralement par diverses parties des feuilles m'a certainement empêché d'apprécier sainement la vraie position du milieu des limbes.

---

(1) Dans le plan horizontal, pour éviter l'effet de la compression.

(2) Si l'on en juge d'après les deux diagrammes donnés (*loc. cit.*, fig. 3') par Grand'Eury, il semble bien que ces variations dans le sens de l'enroulement des feuilles à l'intérieur du bourgeon aient déjà été vues par lui chez le *C. duplicinervis.* En tout cas, elles ont été nettement signalées par B. Renault chez le *C. tenuistriatus* (*loc. cit.*, p. 298).

Différenciation des tissus.

Le mauvais état de conservation de la plupart des tissus dans la feuille la plus jeune du bourgeon, l_1, ne permet pas d'y reconnaître le début de la différenciation. C'est seulement dans la deuxième feuille, l_2, qu'on peut recueillir de place en place un ensemble de renseignements assez complet. Cependant, muni de ces derniers, il devient possible d'utiliser certaines particularités discernables même dans la première feuille.

a. Cordons libéro-ligneux. — α. Les cordons procambiaux devaient être très grêles, si l'on en juge par le peu d'espace qu'occupent les faisceaux dans la feuille intérieure.

Était-ce le liber qui s'y différenciait le premier, comme si souvent chez les plantes actuelles? Il n'est guère possible de le dire avec certitude; cependant cela semble probable, si l'on en juge par l'état de différenciation des faisceaux dans la deuxième feuille. Ici, en effet, la différenciation libérienne semble avoir déjà envahi toute la région (ω, fig. 4) qui lui est destinée, alors que la différenciation ligneuse ne fait encore que commencer.

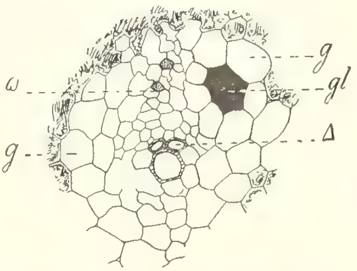


Fig. 4. — Section transversale d'un faisceau de la feuille l_2 non loin de son bord; Gr. $\frac{475}{2}$. Δ, trachées initiales du massif centripète; ω, liber; *g*, gaine du faisceau; *gl*, glande (une seule s'est développée).

Cependant je dois ajouter que même dans la première feuille, où, malheureusement, le liber n'est jamais lisible, il existe déjà une trachée initiale dans la plupart des faisceaux.

β. La région libérienne, normalement située au dos du faisceau, y est au contact de la gaine. La figure 4, prise dans la feuille 2, montre qu'elle ne comprend qu'un très petit nombre d'éléments grêles et à parois minces, au milieu desquels se montrent quelques éléments isolés, à parois plus noires et à contenu foncé.

Que représentent ces derniers? des tubes séveux, des tubes glandulaires, ou encore des fibres? Impossible de le dire avec certitude, les coupes longitudinales ne m'ayant fourni sur eux aucun renseignement complémentaire. Cependant je serais assez enclin à les considérer comme des tubes criblés.

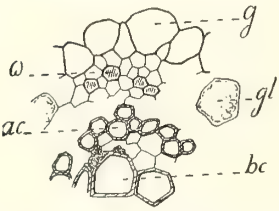


Fig. 5. — Un faisceau de la 4e feuille, l_4, dans lequel, par exception, le liber se trouvait assez bien conservé; Gr. $\frac{475}{2}$. ω, tube criblé (?).

Que devenait ultérieurement ce liber si réduit? Persistait-il? ou bien se détruisait-il et était-il remplacé par des éléments plus antérieurs, différenciés ultérieurement? Je ne saurais, ici encore, rien affirmer, puisque presque toujours ce tissu est devenu absolument illisible dans les feuilles plus âgées. Cependant, d'après un cas observé (fig. 5) dans la quatrième feuille, l_4, du bourgeon, et aussi d'après quelques indices fournis par des feuilles adultes (fig. 18), je croirais plutôt qu'il subsistait sans grandes modifications et sans s'accroître sensiblement. En tout cas, il ne s'y adjoignait aucun élément secondaire.

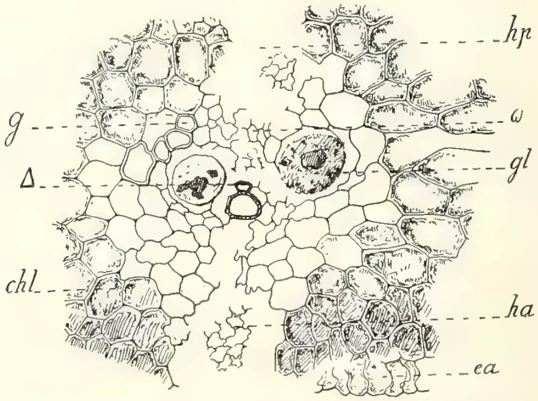


Fig. 6. — Un faisceau libéro-ligneux de la 2e feuille, l_2; Gr. $\frac{475}{2}$. Le bois n'est encore représenté que par deux éléments spiralés Δ ; les glandes, *gl*, sont relativement très grosses ; la gaine, *g*, en général formée de grandes cellules à contenu incolore, peut avoir déjà quelques parois épaissies ; ω, région libérienne abîmée ; *ha*, *hp*, cordons hypodermiques antérieur et postérieur à membranes encore minces et en grande partie détruits. Le clorenchyme, *chl*, non encore différencié en tissus palissadique et aérifère, est cependant déjà très spécialisé par son abondant contenu brun ; *ea*, épiderme antérieur.

γ. Le ou les deux premiers éléments ligneux caractérisés sont toujours des trachées, très grêles (Δ, fig. 7), situées à peu près au centre du cordon procambial (fig. 4 et 6). Des éléments s'ajoutent ensuite vers l'intérieur et latéralement, de manière à former le massif ligneux centripète. Ils sont de plus en plus larges et d'abord encore spiralés (peut-être aussi annelés) (*a*, fig. 7), puis scalariformes, *b*, enfin aréolés, *c*, avec parois couvertes d'aréoles serrées et hexagonales. Les vaisseaux scalariformes semblent manquer assez fréquemment, surtout dans les faisceaux grêles. Ce massif centripète est le premier caractérisé dans le bois. Il peut être déjà à peu près complètement différencié dès la feuille 3 (*bc*, fig. 8). En tout cas, il l'est très nettement dans la quatrième feuille où il peut être encore le seul bois existant (*bc*, fig. 9).

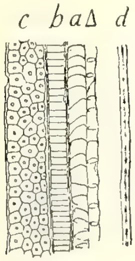


Fig. 7. — Quelques éléments du bois vus en section radiale; Gr. $\frac{475}{2}$. Δ, vaisseau initial ; *a*, vaisseau spiralé ; *b*, vaisseau scalariforme ; *c*, vaisseau aréolé (dans le massif centripète) ; *d*, paroi aréolée dans l'arc centrifuge (?) (1).

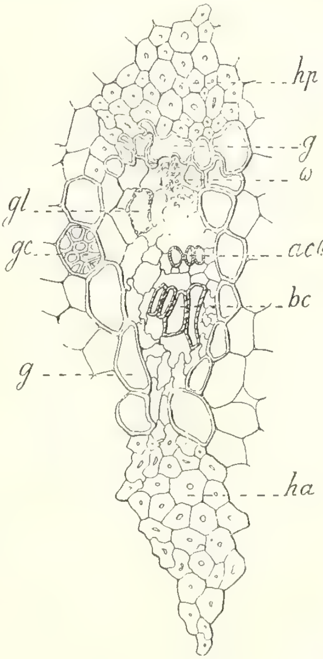


Fig. 8. — Un faisceau libéro-ligneux de la 3e feuille, l_3; Gr. $\frac{475}{2}$. Mêmes lettres que dans les figures précédentes : *gc*, paroi aréolée dans la gaine. Ce faisceau a été fortement comprimé latéralement.

Un peu plus tardivement, dans la feuille se dégageant du bourgeon, parfois cependant déjà dans la quatrième feuille (*ac*, fig. 10) et peut-être même dans la troisième (fig. 8), commençait à se différencier l'arc ligneux centrifuge (*ac*, fig. 1).

---

(1) Ce dessin a été fait d'après un autre échantillon de Grand'Croix, n° 127, Gal. Bot. Caen.

Les éléments dont il se compose se formaient aux dépens des tubes procambiaux intercalés entre les trachées initiales et le liber — sauf cependant dans les faisceaux grêles, où il paraît avoir été contigu au pôle trachéen, et en général, au massif centripète (fig. 10) —. A ce point de vue, la comparaison de la coupe de base avec la coupe terminale de mon échantillon ne m'a révélé aucune différence. L'importance relative des tissus semble avoir été la même aux deux niveaux.

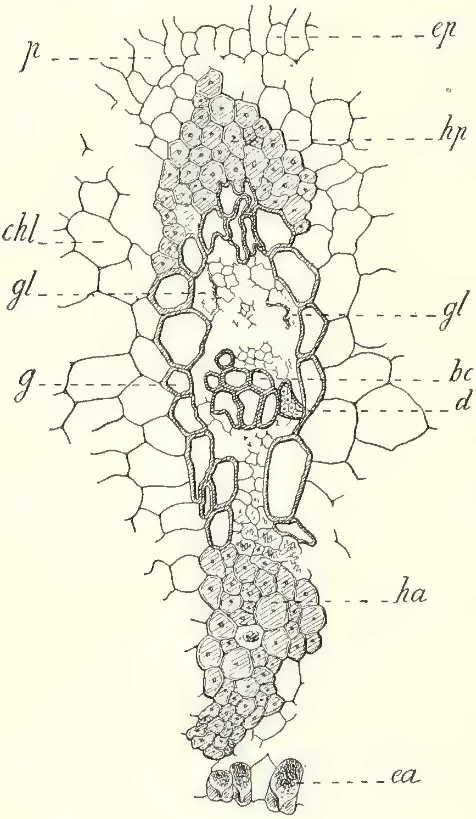


Fig. 9. — Un faisceau libéro-ligneux de la 4ᵉ feuille, l_4; Gr. $\frac{475}{2}$. Comme dans la figure 8. *p*, poil; *ea*, cellules épidermiques spécialisées (?).

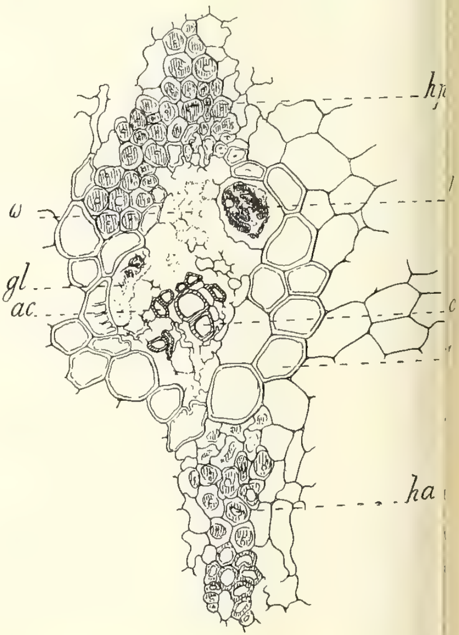


Fig. 10. — Un faisceau grêle de la feuille 4; Gr. $\frac{475}{2}$. Mêmes explications que pour les figures précédentes.

L'ornementation caractéristique des éléments de cet arc centrifuge m'a paru être aréolée (*d*, fig. 7). L'épaississement des membranes s'y produisait sans accroissement diamétral des utricules procambiales. Il semble que ce soit dans le voisinage du plan médian que les premières caractérisations soient apparues.

C'est vers là même époque que commençaient à se différencier les cellules diaphragmatiques situées entre la gaine, et soit le massif centripète (*g*, fig. 9), soit les côtés de l'arc centrifuge (*g*, fig. 1). Du reste, la région occupée par elles étai assez large ; elle s'étendait depuis le bord de l'extrémité antérieure du massif centripète (fig. 9), jusqu'au voisinage des glandes (fig. 1 et 18).

b. Gaine. — *α.* Le tube circumlibéroligneux que forme la gaine est constitué par une ou plusieurs assises de grosses cellules, longues de $0^{mm},10$ à $0^{mm},12$ (fig. 11), et qui commencent à se différencier de très bonne heure. Dès la première feuille, en effet, la région qu'elles occupent se distingue par la largeur de ses cellules et par son contenu incolore ; elle tranche absolument sur la région du chlorenchyme voisin.

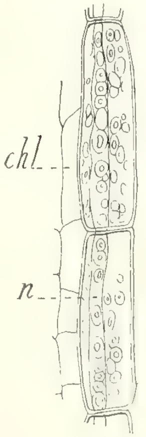


Fig. 11. — Cellule de la gaine vue en section longitudinale ; Gr. $\frac{475}{2}$.

En *n* elle est accolée à un élément plus étroit quoique de même longueur et leur paroi commune est couverte de ponctuations irrégulières, aréolées. Ailleurs les ponctuations que présente la même cellule sont encore en général aréolées, mais elles sont souvent plus larges et encore plus irrégulières. Parfois même elles peuvent se grouper en formant des sortes de réticules localisés et aréolés; *chl*, petites cellules du parenchyme chlorophyllien.

Dans la deuxième feuille (*g*, fig. 6 et 13 *B*), quelques-unes des cellules de la gaine commencent à épaissir leurs membranes, alors que le bois du faisceau n'est encore représenté que par une ou deux trachées. Dans la troisième feuille, c'est tout autour du faisceau que la caractérisation scléreuse de la gaine s'est étendue, au moins, en général, en ce qui concerne ses assises externes, là où il en existe plusieurs.

D'autre part, il est remarquable que ce ne soit pas au voisinage du massif ligneux centripète que débute cette caractérisation, mais bien de chaque côté du liber, ou mieux des appareils glandulaires, *gl*, dont il va être parlé plus loin. C'est du reste là aussi que, finalement, la gaine offrira d'ordinaire sa plus grande épaisseur.

Cependant, la nature de sa différenciation semble bien la rattacher aux formations ligneuses. Non seulement, en effet, beaucoup de ses parois transversales — sinon toutes — sont couvertes de ponctuations aréolées (*gc*, fig. 8 et fig. 12), serrées à la façon de celles des gros vaisseaux ligneux, quoique avec aréoles plus grandes, plus irrégulières et à pore plus large, mais encore de telles ornementations se rencontrent également sur ses parois longitudinales, quoique, il est vrai, plus irrégulières encore, moins serrées, et passant parfois à l'organisation réticulée (fig. 11). Une telle différenciation s'y rencontre jusque dans le plan médian du faisceau, derrière la région libérienne (fig. 12) (1).

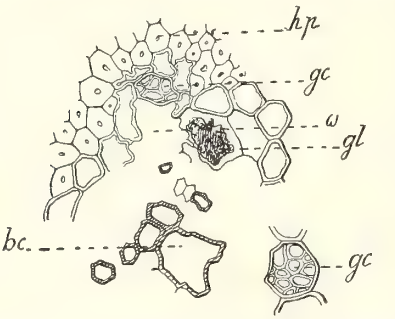


Fig. 12. — Quelques tissus d'un faisceau mal conservé ; Gr. $\frac{475}{2}$. Mêmes lettres que dans les figures précédentes. La gaine renferme deux cloisons transversales aréolées, *gc*, l'une antérolatérale, l'autre postérieure.

Il semble que, parfois, la gaine puisse manquer entre le faisceau et le cordon hypodermique antérieur (fig. 1, faisceau de gauche ; fig. 8 et 9). Mais d'autres fois elle y est nettement continue (fig. 1, faisceau de droite; fig. 10).

J'ai dit que sa différenciation, là où elle comprend plusieurs assises, commençait vers l'extérieur. De là elle gagnait lentement vers l'intérieur. Il en résulte que, parfois, en ces points, il est très difficile de reconnaître la limite interne de la gaine, la partie non encore sclérifiée se confondant, en section transversale, avec le tissu parenchymateux du faisceau proprement dit.

La partie de la gaine qui sépare le liber du cordon hypodermique postérieur est souvent fortement écrasée par compression latérale, au moins dans les faisceaux qui avoisinent le plan d'aplatissement horizontal du bourgeon (fig. 8, 9, 10). Il semble donc y avoir eu là un lieu de moindre résistance. Par contre les planchers transversaux y ont résisté à l'écrasement et prouvent ainsi leur dureté.

---

(1) Cette gaine du *C. lingulatus* est très nettement différente de celle que Stopes a décrite et figurée chez le *C. principalis* (*On the leaf-structure of Cordaites*, New Phytol., vol. II, 1903) et sur laquelle les aréoles ressemblent beaucoup plus à celles des gros vaisseaux ligneux.

β. Renault a signalé (*loc. cit.*, p. 113) des « cellules remplies de matière foncée à droite et à gauche du faisceau foliaire dans l'intérieur de la gaine ». D'après lui, elles « ne forment pas de conduit continu et on ne peut affirmer que la substance qu'elles renfermaient ait été soit de la gomme, soit de la résine ».

La description ci-dessus, qui a été faite sur le vu de feuilles adultes, rend assez bien compte de leur aspect ; il y a seulement lieu d'ajouter que dans les petits faisceaux des marges foliaires les cellules glandulaires manquent totalement ou n'existent que d'un seul côté.

L'étude de la différenciation de ces appareils m'a permis d'ajouter quelques détails complémentaires.

1. Dans les quatre feuilles du bourgeon leur présence est en général facile à constater. Ils sont même relativement beaucoup plus visibles dans la première feuille (la plus jeune) que dans les feuilles adultes. Alors en effet ils se détachent sur le fond noirâtre et presque illisible des tissus comme autant de petites perles cristallines très réfringentes, au centre desquelles peut exister une petite masse de résidu noir foncé irrégulièrement anguleuse (1). Cette limpidité de la réfringence primitive fait immédiatement penser à un contenu gommeux. Ce n'est que plus tard que la visibilité des appareils glandulaires va s'atténuant, soit par diminution de la partie réfringente autour du centre noir grossissant, soit par apparition d'une granulation plus ou moins opaque dans cette partie réfringente elle-même (fig. 13). En somme la réfringence dure peu et elle peut être déjà complètement disparue dès la feuille 2 (fig. 6).

2. Quelle est la structure réelle des appareils glandulaires ? Je crois bien qu'ils sont constitués simplement par des files de cellules, bien que, parfois, surtout dans les feuilles 2 et 3, on

---

(1) Me rappelant assez bien celle que j'ai décrite chez le *Cycadeoidea micromyela* (*Étude anatomique du* Cycadeoidea micromyela *Mor.*, Mém. Soc. Linn. Normandie, t. XX, Caen, 1901) et mieux encore chez le *Cormaraucarioxylon crasseradiatum* (*Végétaux foss. de Norm.*, *IV. Bois divers*, id., t. XXII, 1907).

puisse leur trouver une section simulant celle d'un canal à méat central avec bordure épithéliale (fig. 4 et 13). Plus fréquemment, en effet, l'aspect de leur section transversale est celui d'une cellule isolée, turgescente et personnellement glandulaire (fig. 6, 9, 10 et 14). Je dois cependant avouer que les sections longitudinales des feuilles adultes ou presque adultes, les seules sur lesquelles j'aie pu les observer, ne m'ont jamais montré de cloisons transversales.

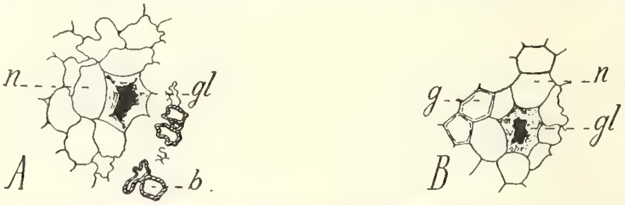


Fig. 13. — Section transversale de deux appareils glandulaires de la gaine à l'intérieur de la feuille 2; Gr. $\frac{475}{2}$. *g*, gaine un peu sclérifiée ; *b*, bois. Ces appareils ont l'apparence de comporter un épithélium sécréteur, *n*, autour d'un méat récepteur, *gl*.

Parfois, sur les sections transversales, un même appareil renferme deux (fig. 1, faisceau de gauche ; fig. 14) ou même trois cellules glandulaires accolées. C'est là un cas qui ne s'expliquerait guère dans l'hypothèse d'un méat glandulaire.

Mais alors d'où provient l'apparence d'épithélium que prennent certaines cellules de bordure ? Peut-être résulte-t-elle surtout d'un retard dans la différenciation ligneuse des cellules de la gaine qui bordent la cellule glandulaire et sont naturellement incolores. Dans les feuilles adultes en effet, et même dans celles de la périphérie du bourgeon, la gaine lignifiée se montre au contact immédiat de la cavité sécrétrice (fig. 1, faisceau de droite ; fig. 9 et 10), et cela laisse supposer que les cellules pseudo-épithéliales n'étaient en réalité que des cellules de la gaine non encore complètement caractérisées. J'espère du reste démontrer dans un instant que la file glandulaire elle-même appartenait à la gaine.

3. J'ai déjà dit que la gaine, surtout sur les côtés du liber, pouvait comprendre plusieurs espèces de cellules. Or il semble bien que ce soit aux dépens de cette région que se différenciaient les appareils glandulaires. C'est du moins ce qui paraît ressortir de la lecture si difficile des tissus de la première feuille.

Lorsque, dans la deuxième feuille, commence la sclérification de la gaine, c'est en face des glandes, dans les cellules qui leur sont extérieures, que cela se produit (fig. 6). C'est justement après ce moment que les cellules voisines des glandes peuvent simuler une bordure épithéliale (fig. 13).

Plus tard, déjà dans la troisième et la quatrième feuille, la sclérification peut s'étendre au moins partiellement jusqu'au contact de la cellule glandulaire (fig. 9 et 10). Dans la feuille adulte, il arrive souvent que l'espace occupé par la glande fait hernie à l'intérieur de la gaine. Parfois même la caractérisation de cette dernière s'étend aux dépens de certaines cellules contiguës à la face interne de la cellule glandulaire (fig. 18).

Ainsi donc les glandes se différenciaient de très bonne heure et il semble bien qu'elles le faisaient aux dépens de files cellulaires appartenant à la gaine. C'est du reste l'opinion de Renault dans le passage cité plus haut (1). Mais au voisinage immédiat de la file glandulaire la sclérification des cellules se trouvait retardée plus ou moins longtemps, de telle sorte qu'elles semblaient momentanément appartenir à la périphérie parenchymateuse du cordon ligneux et même y posséder une assise épithéliale.

c. Cordons hypodermiques. — Les cordons prosenchymateux qui accompagnent les faisceaux libéro-ligneux se différencient de très bonne heure du reste du mésophylle. Dans la première feuille, les régions qu'ils occupent se distinguent en effet du chlorenchyme par l'absence de contenu cellulaire coloré, et de la gaine par la petitesse transversale de leurs éléments ; mais cette dernière distinction est très difficile à apercevoir. Il est vraisemblable que dès cette époque les fibres y sont très allongées.

Ce n'est guère que dans la troisième ou même la quatrième feuille que les cordons prosenchymateux sont réellement lisibles (fig. 8, 9 et 10). Alors, en effet, les cellules ont déjà fortifié leurs membranes par l'apposition d'épaisses couches secondaires, et leur section longitudinale montre qu'elles sont fibriformes.

---

(1) P. 299 de son Mémoire sur la *Structure de quelques tiges*, B. Renault signale également chez le *C. tenuistriatus* quelques cellules de la gaine qui sont « fortement colorées comme si elles avaient contenu quelque substance gommeuse ». Dans l'explication de sa figure 12, pl. 16, il indique que leur position était latérale comme chez le *C. lingulatus*. Ainsi cette description chez une autre espèce semble encore venir corroborer mon opinion sur l'origine des glandes.

d. Chlorenchyme. — Le chlorenchyme occupe tout l'espace compris entre les épidermes, les faisceaux et les cordons prosenchymateux. Il est nettement discernable dès la première feuille ; il est même de beaucoup le plus discernable de tous les tissus, non seulement parce qu'il n'y est pas écrasé, mais encore parce qu'il renferme un abondant contenu charbonneux.

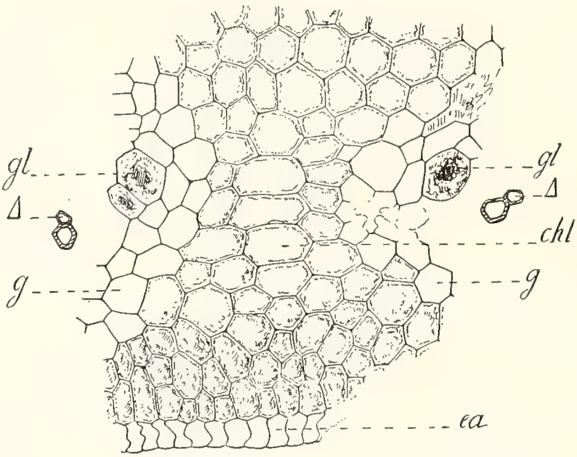


Fig. 14. — Le chlorenchyme foliaire dans la 2e feuille ; Gr. $\frac{475}{2}$. *chl*, parenchyme chlorophyllien ; *g*, gaine ; Δ, trachées initiales des deux faisceaux voisins ; *gl*, glandes ; *ea*, épiderme antérieur.

Les cellules y sont polyédriques et sensiblement isodiamétriques. Dans chacune d'elles le contenu un peu plasmolysé semble résulter de la fossilisation d'un abondant protoplasme chlorophyllien, probablement accompagné d'hydrates de carbone.

La deuxième feuille, fig. 14, ne nous le montre que peu modifié. Les cellules y ont simplement subi un accroissement diamétral avec tendance, les unes, dans la région médiane du limbe, à s'étirer davantage tangentiellement, les autres, dans la région antérieure, à s'allonger radialement.

Les méats de la région aérifère commencent à se produire dans la troisième et la quatrième feuilles ; la caractérisation palissadique s'y accentue également. Mais ces deux spécialisations n'y sont vraiment complètes que dans la feuille détachée du bourgeon. Alors, en particulier, les cellules du parenchyme en palissade sont nettement allongées et la plupart se sont même déjà recloisonnées pour former les deux ou trois assises de ce tissu (fig. 1).

e. Épidermes. — Sur les deux faces du limbe l'épiderme est, à l'origine, formé par des cellules un peu allongées perpendiculairement à la surface (fig. 6 et 14).

Sa différenciation ultérieure est excessivement difficile à reconnaître sur mes coupes, car de tous les tissus l'épiderme est certainement le plus constamment et le plus complètement abîmé, surtout sur la face postérieure. Presque partout il n'en subsiste qu'une mince pellicule plus ou moins écartée du limbe qui représente vraisemblablement une cuticule.

A la face supérieure de la quatrième feuille, l_4, et au voisinage d'une nervure, les cellules épidermiques se montraient remplies d'un contenu jaunâtre (*ea*, fig. 9) et présentaient une paroi externe assez fortement épaissie, sauf en leur centre. C'est là une disposition assez spéciale, dont la signification m'échappe.

Sur la face inférieure de la même feuille la cuticule décollée (fig. 15) montre que beaucoup de cellules s'étaient allongées en poils courts et probablement unicellulaires, sortes de longues papilles. La mauvaise conservation des tissus m'a empêché de reconnaître aucun stomate sur les sections transversales. Sur l'une des sections longitudinales j'ai cru en voir deux qui auraient été coupés longitudinalement.

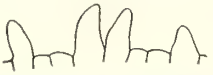


Fig. 15. — Cuticule détachée de l'épiderme inférieur de la 4e feuille ; Gr. $\frac{475}{2}$.

f. Marges foliaires. — Les faisceaux marginaux du limbe sont de plus en plus grêles. Non seulement le bois s'y réduit considérablement (Δ, figure 16), mais aussi la gaine et les cordons prosenchymateux. Simultanément, le chlorenchyme, *chl*, cesse de se différencier en parenchymes palissadique et aérifère. En outre, entre lui et l'épiderme s'intercalent des fibres hypodermiques qui tendent à y former une bande continue, puissante surtout à la marge même de la feuille, en *hm*.

g. Dichotomies vasculaires. — Quelques faisceaux m'ont montré une division dichotomique non douteuse (fig. 17). La dichotomie y était égale. Aux niveaux inférieurs le dédoublement commençait probablement par celui du cordon hypodermique postérieur, *hp*, gagnant ensuite progressivement vers la face antérieure du limbe et dédoublant successivement, d'abord la région libérienne, ω, ainsi que Stopes l'avait déjà constaté

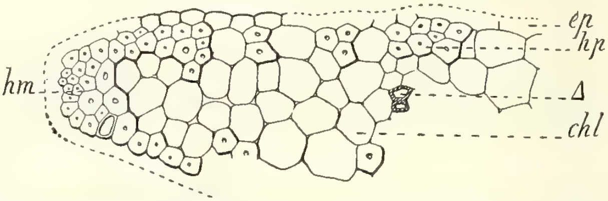


Fig. 16. — Section transversale du bord d'une feuille du *C. lingulatus* détachée du bourgeon ; Gr. $\frac{475}{2}$. Δ, faisceau libéro-ligneux ; *hp*, cordon hypodermique postérieur ; *hm*, bande hypodermique marginale ; *chl*, chlorenchyme ; *e*, épiderme.

chez le *C. principalis*, puis les pôles ligneux et le massif ligneux centripète. Ce n'est probablement qu'en dernier lieu, c'est-à-dire vers le haut, qu'intervenait la division du massif hypodermique antérieur, *ha*.

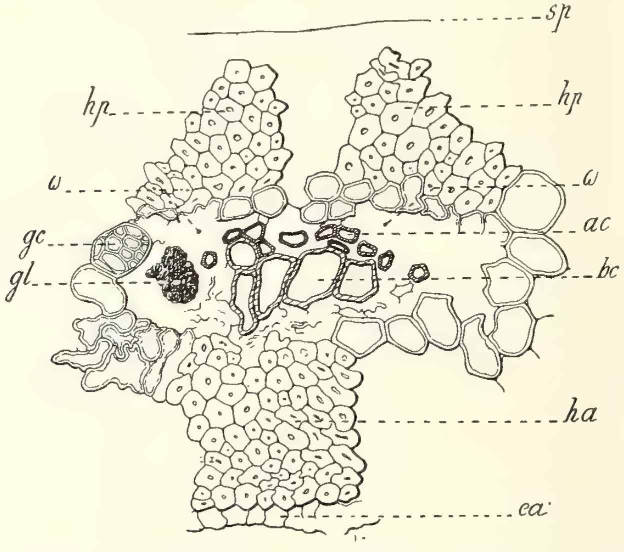


Fig. 17. — Section transversale d'un faisceau en train de se dichotomiser ; Gr. $\frac{475}{2}$. Mêmes lettres que précédemment. Le cordon hypodermique postérieur, *hp*, est déjà dédoublé, de même que la région libérienne ω et les pôles ligneux. L'arc centrifuge, *ac*, est très étalé et, dans sa partie médiane il est très rapproché de la gaine postérieure. Le massif ligneux centripète, *bc*, n'est qu'étiré tangentiellement. Le massif hypodermique antérieur, *ha*, est plus large que d'habitude.

Peut-être est-ce à une division de même nature mais moins avancée qu'il faut attribuer la disposition observée dans un autre faisceau, disposition d'après laquelle, avec un seul massif hypodermique postérieur (*hp*, fig. 18), un arc centrifuge, *ac*, à peine modifié et un massif ligneux centripète, *bc*, absolument normal, il y avait deux régions libériennes, ω, nettement séparées l'une de l'autre par le rapprochement de l'arc centrifuge et de la gaine ? Mais alors peut-être faut-il y voir l'indice que la dichotomie du liber se faisait antérieurement même à celle du cordon hypodermique postérieur.

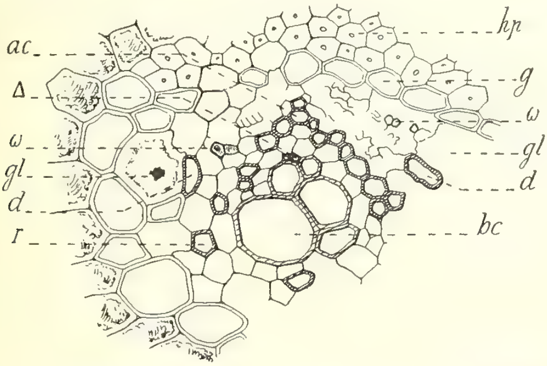


Fig. 18. — Faisceau libéro-ligneux dans une feuille adulte. Gr. $\frac{475}{2}$. Mêmes lettres que dans les figures précédentes. Il s'y trouve deux régions libériennes ω, nettement distinctes l'une de l'autre. Peut-être cette disposition correspond-elle à la partie la plus inférieure d'une dichotomie analogue à celle de la figure 17?

Comparaison du *C. lingulatus* avec le *C. Felicis* Benson et le *C. principalis* B. Ren.

Telle que je viens, après Renault, de l'exposer, la structure du *C. lingulatus* diffère évidemment beaucoup dans son ensemble, et surtout en ce qui concerne le stéréome, de celle que Miss Benson a donnée du *C. Felicis* (1). Cette dernière, ainsi qu'elle l'a très justement fait remarquer, se rapproche plutôt de celle des espèces allemandes.

Cependant, en ce qui concerne le faisceau et la gaine de transfusion, il existe des points de rapprochement qui méritent d'autant plus d'être signalés.

Chez les deux espèces, outre le massif ligneux centripète qui est général chez les *Cordaites*, il se différencie un arc centrifuge qui, au moins dans les gros faisceaux, en est d'ordinaire complètement séparé par un tissu parenchymateux et qui, d'après la textfigure de Miss Benson pour le *C. Felicis*, l'entoure, non seulement latéralement, mais même un peu vers la face antérieure.

---

(1) M. Benson, *Cordaites Felicis*, sp. nov., a Cordaitean Leaf from the Lower Coal Measures of England (*Ann. of Bot.*, janv. 1912).

Des deux parts également, il existe, extérieurement à l'arc centrifuge, une extension ligneuse latérale que, chez le *C. Felicis*, Miss Benson dénomme *gaine intérieure* (inner sheath) à l'imitation de Stopes chez le *C. principalis* et que, chez le *C. lingulatus*, j'ai appelé bois *diaphragmatique*. Chez le *C. Felicis* les cellules en sont plus étroites, mieux rangées en une assise engainant partiellement le faisceau (moins cependant que chez le *C. principalis*) ; chez le *C. lingulatus* elles sont moins nombreuses, plus isolées, plus larges et plus localisées latéralement. Mais, malgré ces différences il semble bien que ces deux tissus soient homologues et que, par suite, le cas de *C. Felicis* serve d'intermédiaire au *C. lingulatus* et au *C. principalis*.

C'est autour des tissus précédents que, chez le *C. lingulatus*, se trouve la gaine épaisse par places de plusieurs assises cellulaires, et c'est également autour de la gaine intérieure que se trouve, chez le *C. principalis*, la gaine extérieure qui semble lui être comparable. Chez le *C. Felicis*, d'après Miss Benson, il semblerait que cette gaine n'est pas représentée, son expression p. 203, « When present the sheath... » semblant s'appliquer à la gaine intérieure. Et cependant, la vue de ses figures et leur comparaison avec ce que j'ai observé chez le *C. lingulatus*, me disposent à admettre qu'elle est au contraire bien plus épaisse que chez ce dernier. Elle y serait constituée par tout le tissu clair qui sépare la gaine intérieure du chlorenchyme et qui forme un tube excessivement épais (voir principalement la phot. 10 pl. XXII). Mais peut-être n'a-t-elle pas les ornementations aréolées habituelles ? Elles sont du reste déjà moins nettes chez le *C. lingulatus* que chez le *C. principalis*.

D'autre part, si j'en juge d'après la figure dans le texte et quelques-unes des photographies, je ne serais nullement surpris qu'il existât chez le *C. Felicis* des glandes latérales comparables à celles du *C. lingulatus* quoique, à la vérité, notablement moins bien caractérisées.

CONCLUSIONS

1° Le bourgeon végétatif rencontré dans un silex de Grand'-Croix (Loire) et étudié ici appartient au C. *lingulatus* B. Ren.

2° Ce bourgeon était très allongé, à la façon de celui des Graminées, et les 3 centimètres qu'en renferme le silex sont loin d'en représenter la longueur totale.

3° Aux niveaux étudiés il ne comprend que quatre feuilles, rangées en spirale. Elles sont roulées en cornet les unes dextrorsum, les autres sinistrorsum, et isolées les unes dans les autres sans aucune imbrication. Elles y sont déjà spatulées.

4° Le tissu chlorophyllien s'y trouve caractérisé même dans la feuille la plus intérieure. Toutefois, c'est seulement dans les feuilles extérieures que commencent à s'y différencier les parenchymes lacuneux et palissadique. Ce dernier, finalement formé de deux à trois rangs de cellules, dérive du recloisonnement d'une seule.

5° Dans les cordons libéro-ligneux il semble que la différenciation libérienne ait partiellement précédé celle du bois. Elle n'occupe cependant jamais qu'une région excessivement restreinte, celle qu'elle a déjà envahie dès la deuxième feuille du bourgeon.

6° La différenciation ligneuse commençait par le massif centripète et, dans ce massif, par celle des trachées les plus grêles, celles-ci apparaissant à peu près au centre du cordon procambial. Ensuite se formait l'arc centrifuge, puis les massifs latéraux diaphragmatiques.

Le massif centripète comprenait successivement : une ou quelques trachées, des vaisseaux spiralés (et peut-être annelés), des vaisseaux scalariformes peu nombreux et des vaisseaux couverts d'aréoles hexagonales.

L'arc centrifuge, différencié aux dépens d'éléments procambiaux intercalés au massif centripète et au liber, était formé de tubes étroits et, peut-être, aréolés. Cet arc, bien distinct du massif centripète dans les gros faisceaux et séparé de lui par du parenchyme, pouvait, dans les faisceaux moindres, être accolé à lui latéralement ou même postérieurement jusque près du pôle ligneux.

Les éléments diaphragmatiques latéraux sont extérieurs à l'arc centrifuge et souvent contigus à la gaine ; ils sont aréolés.

7° Nulle part il n'existe de tissus libéro-ligneux secondaires.

8° La gaine, qui pouvait comprendre plusieurs assises, se spécialisait de très bonne heure, et l'épaississement de ses membranes pouvait commencer presque en même temps que la différenciation des premières trachées, mais il se produisait d'abord loin d'elles, de chaque côté du liber et dans les assises extérieures de la gaine. De là il gagnait, d'une part, tout autour du faisceau et, d'autre part, vers son intérieur.

Pour la caractérisation de ses cellules leurs parois se couvraient de ponctuations irrégulières et irrégulièrement aréolées, passant parfois à des réticulations aréolées.

9° Les deux appareils glandulaires dont est flanqué chaque faisceau semblent appartenir à la gaine et être constitués chacun par une ou deux files de cellules. Ils étaient très précoces et, au moins au début, produisaient peut-être de la gomme.

10° Les cordons prosenchymateux se différenciaient de très bonne heure, en même temps que les cordons procambiaux, mais ils ne commençaient à épaissir leurs fibres que dans la troisième feuille, postérieurement au début de la différenciation ligneuse et même après l'achèvement de la différenciation libérienne.

11° Le limbe du *C. lingulatus* renferme des dichotomies de nervures et le premier tissu divisé semble y être le liber. En tout cas la division débute, vers le bas, dans les tissus de la face postérieure, pour gagner ensuite progressivement, en montant, vers la face antérieure.

12° Beaucoup de cellules de l'épiderme inférieur de la feuille s'allongeaient en poils courts.

13° Comparé aux *C. principalis* et *C. Felicis*, le *C. lingulatus* ressemble davantage au premier par son appareil stéréomique réduit, mais beaucoup plus au second par son faisceau et sa gaine, ses massifs diaphragmatiques latéraux paraissant correspondre à leur gaine intérieure.

RECHERCHES
SUR LA VARIABILITÉ DES SEXES
CHEZ
CANNABIS SATIVA L. et *RUMEX ACETOSA* L.

Par Andreas SPRECHER

Au printemps de 1909 j'ai entrepris des recherches sur quelques plantes dioïques, en choisissant d'abord comme sujets d'expérience le Chanvre (*Cannabis sativa* L.) et l'Oseille (*Rumex acetosa* L.).

C'est une idée très ancienne que les sexes ne sont jamais séparés d'une manière absolue chez les êtres unisexués, et que les caractères sexuels — les primaires aussi bien que les secondaires — de l'un des sexes se trouvent à l'état latent chez l'autre, si leur présence n'est pas, dans certains cas, démontrée comme un fait.

Partant de cette conception qui fut encore celle de Darwin, et a été abandonnée pendant quelques temps en faveur de celle de Mendel, d'après laquelle l'un des sexes est au point de vue sexuel homozygotique et l'autre hétérozygotique, je me suis posé les questions suivantes :

1° Y aurait-il des conditions extérieures qui pourraient modifier le nombre proportionnel des sexes, ou du moins provoquer l'apparition de pieds monoïques ou même hermaphrodites, et cela, soit au cours de la première génération, soit chez ses descendants ?

2° Si le sexe est définitivement fixé dès la réunion du noyau mâle et du noyau femelle lors de la fécondation, comme cela semble ressortir des travaux de Correns (1) et comme Noll (2) l'admet, de sorte que les semences des plantes ont déjà leur sexe bien déterminé, y aurait-il des caractères extérieurs auxquels on pourrait à la rigueur reconnaitre le sexe?

---

(1) Correns (C.), Die Bestimmung u. Vererbung d. Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin, 1907. — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen (*Ber. d. deutschen bot. Gesellsch.*, Bd. XXVI a, Jahrg. 1908, p. 686).

(2) Noll (F.), Vorläufiger Abschluss d. Versuche über d. Bestimmung des

3° Quelles sont les proportions constantes des deux sexes chez les différentes plantes dioïques?

4° Quelles sont les différences morphologiques, anatomiques et physiologiques entre les individus mâles et femelles?

5° Quelle est la relation de la couleur, de la grandeur et du poids des graines avec la vigueur des plantes?

Nous verrons plus loin que ces diverses questions ont déjà souvent préoccupé les botanistes; le principal but de ce travail est de traiter le matériel d'après les méthodes de statistique employées maintenant en biologie, suivant en cela les voies ouvertes surtout par des savants anglais.

Expériences de 1909.

Sur un terrain de quelques centaines de mètres carrés j'ai ensemencé du chanvre provenant de Hongrie, et de l'oseille, le premier étant une plante annuelle, la seconde une plante persistante qui fleurit la seconde année.

Le terrain a été divisé en trois parties (*a*, *b*, *c*), dont chacune portait les mêmes essais et était de nouveau divisée en huit parcelles. Ces huit parcelles, d'environ 12 mètres carrés chacune, représentaient autant d'amendements différents, à savoir :

Parcelle 1. Sans engrais.
— 2. Acide phosphorique sous forme de 523 gr. de superphosphate contenant 18,35 p. 100 de P^2O^5 (80 kil. par hectare).
— 3. Azote sous forme de 480 gr. de salpêtre du Chili dont la teneur en azote était de 15 p. 100 (60 kil. par hectare).
— 4. Potasse, 363 gr. d'un sel de Stassfurt, contenant 33,05 p. 100 de K^2O (100 kil. par hectare).
— 5. 1676 gr. de calcaire contenant 71,6 p. 100 de CaO (1000 kil. par hectare).
— 6. Acide phosphorique et potasse : 523 gr. de superphosphate et 363 gr. d'un sel de Stassfurt.
— 7. Azote et chaux : 400 gr. de salpêtre du Chili et 1676 gr. de calcaire.
— 8. 523 gr. de superphosphate, 363 gr. d'un sel de Stassfurt, 480 gr. de salpêtre du Chili et 1676 gr. de calcaire.

On peut qualifier ce dernier mélange d'amendement complet.

Geschlechts bei dioesischen Pflanzen. Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. f. Natur-u. Heilkunde, Bonn, 1907, p. 68 ff.

Tous ces sels ont été mélangés avec de la tourbe avant d'avoir été portés sur le sol.

Les parcelles des deux autres parties (*b* et *c*) ont été traitées pareillement. Finalement chaque parcelle a été divisée en trois lots d'environ 4 mètres carrés chacun.

J'ai trié des fruits de chanvre, en choisissant premièrement ceux de couleur très claire (vert-clair ou gris-clair), et secondement en prenant, d'une part, les plus petits, qui passaient dans un crible à mailles de $3^{mm},2$, et, d'autre part, les plus grands, qui ne passaient pas dans un crible à mailles de $4^{mm},2$. Les petits avaient un poids moyen de $0^{gr},0123$ et les grands de $0^{gr},0286$. J'ai fait germer à deux reprises un assez grand nombre de graines de chaque catégorie, et celles qui germèrent après un et deux jours furent d'abord mises en terre sur un des lots d'une parcelle dans un ordre constant pour chaque expérience. Chaque série comptait un nombre de 200 graines, en sorte que le champ entier portait :

4800 fruits foncés ayant germé après 1 et 2 jours.
4800 — clairs — —
4800 — petits — —
4800 — grands — —

en tout 19200 fruits ayant germé après un et deux jours.

Les autres fruits qui avaient germé après le quatrième jour furent placés dans le second lot d'une parcelle d'une manière analogue :

4800 fruits foncés ayant germé après le quatrième jour.
4800 — clairs — —
4800 — petits — —
4800 — grands — —

en tout 19 200.

Tout ce champ portait donc 38400 fruits de chanvre qui avaient germé.

Les fruits de *Rumex acetosa* furent aussi triés en trois catégories : ceux qui ne passaient pas à travers un crible à mailles de $1^{mm},5$; ceux qui ne passaient pas à travers un crible à mailles de 1 millimètre, et enfin ceux qui passaient à travers ce dernier crible. En trois séries (*p*, *m*, *g*) ils furent placés dans le troisième lot d'une parcelle, de sorte que chaque parcelle contenait un lot de chanvre germé tôt, un lot de chanvre germé tard et un lot d'oseille. Pour la partie *c* je n'avais plus de petits fruits d'oseille et j'ai utilisé la place destinée à cette série en y ensemençant beaucoup de graines de chanvre non triées.

Les fruits de chanvre ayant germé après un ou deux jours ont donné :

PARCELLES	FRUITS FONCÉS			FRUITS CLAIRS			FRUITS PETITS			FRUITS GRANDS		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
1° Sans engrais. *a*, *b*, *c*.	180	203	383	149	185	334	112	160	272	140	181	321
2° P^2O^5. *a*. *b*, *c*........	197	165	362	205	213	418	147	138	285	180	199	379
3° N, *a*, *b*, *c*..........	123	116	239	153	153	306	79	89	168	159	163	322
4° K^2O, *a*, *b*. *c*........	160	189	349	157	171	328	113	131	244	145	165	310
5° CaO, *a*, *b*, *c*........	166	145	311	137	155	292	163	156	319	144	163	307
6° $P^2O^5+K^2O$, *a*, *b*, *c*.	152	155	307	193	194	387	116	138	254	176	194	370
7° N + CaO, *a*, *b*, *c*....	200	182	382	182	195	377	100	174	274	201	157	358
8° Fum. compl., *a*, *b*, *c*.	133	172	305	131	186	317	95	108	203	161	171	332
Σ ♂ 4849	1311	»	»	1307	»	»	925	»	»	1306	»	»
Σ ♀ 5266	»	1327	»	»	1452	»	»	1094	»	»	1393	»
Σ 10115	»	»	2638	»	»	2759	»	»	2019	»	»	2699

Les fruits de chanvre ayant germé après le quatrième jour ont donné en plantes mâles et femelles :

PARCELLES	FRUITS FONCÉS			FRUITS CLAIRS			FRUITS PETITS			FRUITS GRANDS		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
1° Sans engrais, *a*, *b*, *c*.	62	66	128	107	118	225	29	34	63	60	98	158
2° P^2O^5, *a*, *b*, *c*.......	60	79	139	73	90	163	50	54	104	111	96	207
3° N, *a*, *b*, *c*..........	97	119	216	140	163	303	44	47	91	96	99	195
4° K^2O, *a*, *b*, *c*......	132	124	256	107	132	239	70	73	143	84	93	177
5° CaO, *a*, *b*, *c*.......	136	134	270	111	118	229	83	86	169	72	83	155
6° $P^2O^5+K^2O$, *a*, *b*, *c*.	95	102	197	142	167	309	40	47	87	105	121	226
7° N + CaO, *a*, *b*, *c*...	94	106	200	96	107	203	40	52	92	129	139	268
8° *a*, *b*, *c*.............	92	132	224	121	129	250	48	60	108	79	99	178
Σ ♂ 2805	768	»	»	897	»	»	404	»	»	736	»	»
Σ ♀ 3167	»	862	»	»	1024	»	»	453	»	»	828	»
Σ 5972	»	»	1630	»	«	1921	»	»	857	»	»	1564

Si on additionne les plantes, mâles et femelles, provenant des parcelles différemment amendées, on obtient :

	1° SANS ENGRAIS, *a,b,c.*			2° P²O⁵ *a, b, c.*			3° N *a, b, c.*			4° K²O *a, b, c.*			5° CaO *a, b, c.*			6° P²O⁵+K²O *a, b, c.*			7° N + CaO *a, b, c.*			8° FUM. COMPL. *a, b, c.*			Σ		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
Plantes issues de graines germées tôt.	581	»	»	729	»	»	514	»	»	575	»	»	610	»	»	637	»	»	683	»	»	520	»	»	4.849	»	»
	»	729	»	»	715	»	»	521	»	»	656	»	»	619	»	»	681	»	»	708	»	»	637	»	»	5.266	»
	»	»	1310	»	»	1444	»	»	1035	»	»	1231	»	»	1229	»	»	1318	»	»	1391	»	»	1157	»	»	10.415
Plantes issues de graines germées tard.	258	»	»	294	»	»	377	»	»	393	»	»	402	»	»	382	»	»	359	»	»	340	»	»	2.805	»	»
	»	316	»	»	319	»	»	428	»	»	422	»	»	421	»	»	437	»	»	404	»	»	420	»	»	3.167	»
	»	»	574	»	»	613	»	»	805	»	»	815	»	»	823	»	»	819	»	»	763	»	»	760	»	»	5.972
Plantes issues de graines non triées.	512	»	»	563	»	»	400	»	»	»	»	»	544	»	»	532	»	»	512	»	»	481	»	»	3.544	»	»
	»	550	»	»	732	»	»	475	»	»	»	»	»	644	»	»	602	»	»	518	»	»	617	»	»	4.138	»
	»	»	1062	»	»	1295	»	»	875	»	»	»	»	»	1188	»	»	1134	»	»	1030	»	»	1098	»	»	7.682
	1351	1595	2946	1586	1766	3352	1291	1424	2715	968	1078	2046	1556	1684	3240	1551	1720	3271	1554	1630	3184	1341	1674	3015	11.198	12.571	23.769

La première année je n'ai pas obtenu de fruits de chanvre ; je n'avais pas compté avec la gent ailée, qui, trop heureuse de rencontrer cette friandise peu commune dans nos contrées, a récolté à ma place sans se soucier de mes statistiques. Je fus donc obligé d'ensemencer en 1910 des fruits provenant de nouveau du commerce.

L'oseille avait bien germé et formait un gazon dru et régulier.

Expériences de 1910.

La répartition restait la même qu'en 1909. Là où il y avait eu l'année précédente des plantes issues de semences germées tôt, j'ai remis du chanvre de Hongrie, et dans les autres lots j'ai ensemencé du chanvre de Brisgau. Mais au lieu de quatre séries dans chaque lot, je n'en avais, pour le chanvre de Hongrie comme pour celui de Brisgau, que trois : une série de 200 fruits non triés, une autre où l'on avait choisi les semences à nervures très visibles et enfin une dernière à semences présentant une enveloppe lisse et sans nervures manifestes. Chaque lot contenait donc trois séries de 200 fruits, 1 200 par parcelle, 9 600 dans chaque partie du champ, 28 800 dans le champ entier.

Les amendements des parcelles étaient qualitativement les mêmes qu'en 1909 mais en quantité deux fois plus grande ;

192 gr. de P^2O^5 par parcelle (160 kil. par hectare), c'est-à-dire 1 086 gr. de superphosphate contenant 17,68 p. 100 de P^2O^5;
144 gr. de N par parcelle (120 kil. par hectare), c'est-à-dire 970 gr. de salpêtre du Chili d'une teneur en N de 14,88 p. 100 ;
240 gr. de K^2O par parcelle (200 kil. par hectare), c'est-à-dire 771 gr. d'un sel de Stassfurt dont le taux en potasse était de 31,11 p. 100 ;
2 400 gr. de CaO par parcelle (2 000 kil. par hectare), c'est-à-dire 3 305 gr. de calcaire contenant 72,6 p. 100 de CaO.

Malheureusement le printemps de 1910 fut humide et froid et l'inclémence du temps se fit doublement sentir à l'endroit de mes essais. De ces milliers de graines ensemencées, il n'y en eut que peu qui réussirent : en somme les expériences de 1910 furent manquées en ce qui concerne la quantité du chanvre.

Au moment de la récolte des fruits, les oiseaux s'étaient de nouveau présentés en masse, mais, dûment averti, j'avais enveloppé de gaze quelques plantes, malheureusement trop peu nombreuses.

Je me permets de publier ici les résultats obtenus jusqu'à présent, quitte à continuer mes travaux dans la même direction.

Plantes issues des semences de chanvre de Hongrie en 1910.

	PLANTES issues de semences avec nervures.			PLANTES issues de semences sans nervures.			PLANTES issues de semences mélangées.			Σ		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
1° *a*, *b*, *c*...........	54	45	99	10	13	23	16	15	31			
2° *a*, *b*, *c*...........	29	33	62	8	10	18	7	5	12			
3° *a*, *b*, *c*	45	62	107	12	17	29	40	41	81			
4° *a*, *b*, *c*...........	55	61	116	15	16	31	49	29	78			
5° *a*, *b*, *c*...........	50	61	111	26	16	42	22	17	39			
6° *a*, *b*, *c*...........	90	76	166	36	31	67	52	51	103			
7° *a*, *b*, *c*...........	88	68	156	20	19	38	32	45	77			
8° *a*, *b*, *c*...........	120	98	218	40	46	86	65	75	140			
	531	»	»	167	»	»	283	»	»	981	»	»
	»	504	»	»	168	»	»	278	»	»	950	»
	»	»	1035	»	»	335	»	»	561	»	»	1931

Plantes provenant des semences de chanvre de Brisgau en 1910.

	PLANTES issues de semences avec nervures.			PLANTES issues de semences sans nervures.			PLANTES issues de semences mélangées.			Σ		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
1° *a*. *b*, *c*..	32	45	77	15	10	25	44	60	104			
2° *a*, *b*, *c*..	19	31	50	13	13	26	38	36	74			
3° *a*, *b*, *c*..	24	49	73	21	31	52	106	95	201			
4° *a*, *b*, *c*..	18	29	47	8	5	13	55	70	125			
5° *a*, *b*, *c*..	33	40	73	46	45	91	60	80	140			
6° *a*, *b*, *c*..	34	30	64	30	42	72	72	79	151			
7° *a*, *b*. *c*..	50	59	109	24	23	47	67	84	151			
8° *a*, *b*, *c*..	64	62	126	44	61	105	164	189	353			
	274	»	»	201	»	»	606	»	»	1 081	»	»
	»	345	»	»	230	»	»	693	«	»	1 268	»
	»	»	619	»	»	431	»	»	1 299	»	»	2 349

Plantes provenant des parcelles différemment amendées :

	1° SANS ENGRAIS *a*, *b*, *c*.			2° P^2O^5 *a*, *b*, *c*.			3° N *a*, *b*, *c*.			4° K^2O *a*, *b*, *c*.			5° CaO *a*, *b*, *c*.			6° $P^2O^5 + K^2O$ *a*, *b*, *c*.			7° N + CaO *a*, *b*, *c*.			8° FUM. COMPL. *a*, *b*, *c*.			Σ		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
Chanvre de Hongrie 1910.....	80	»	»	44	»	»	97	»	»	119	»	»	98	»	»	178	»	»	140	»	»	225	»	»	981	»	»
	»	73	»	»	48	»	»	120	»	»	106	»	»	94	»	»	158	»	»	132	»	»	219	»	»	950	»
	»	»	153	»	»	92	»	»	217	»	»	225	»	»	192	»	»	336	»	»	272	»	»	444	»	»	1931
Chanvre de Brisgau 1910.....	91	»	»	70	»	»	151	»	»	81	»	»	139	»	»	136	»	»	141	»	»	272	»	»	1 081	»	»
	»	115	»	»	80	»	»	175	»	»	104	»	»	165	»	»	151	»	»	166	»	»	312	»	»	1 268	»
	»	»	206	»	»	150	»	»	326	»	»	185	»	»	304	»	»	287	»	»	307	»	»	584	»	»	2 349
	171	188	359	114	128	242	248	295	543	200	210	410	237	259	496	314	309	623	281	298	579	497	531	1028	2 062	2218	4 280
Chanvre de Hongrie 1909.....	1351	1595	2946	1586	1766	3352	1291	1424	2715	968	1078	2046	1556	1684	3240	1551	1720	3271	1554	1630	3184	1341	1674	3015	11 198	12 571	23 769
Chanvre de Hongrie 1909-1910.	1431	1668	3099	1630	1814	3444	1388	1544	2932	1087	1184	2271	1654	1778	3432	1729	1878	3607	1694	1762	3456	1566	1893	3459	12 178	13 521	25 700
Total des plantes de chanvre 1909-1910.....	1522	1783	3305	1700	1894	3594	1539	1719	3258	1168	1288	2456	1793	1943	3736	1865	2029	3894	1835	1928	3763	1838	2205	4043	13 260	14 789	28 049

Plantes de *Rumex acetosa* provenant des parcelles différemment amendées dans les trois parties *a*, *b*, *c*, du champ d'expérience.

	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
1° *a*........	101	268	369	226	580	806
b........	64	157	221			
c........	61	155	216			
2° *a*........	69	234	303	194	490	684
b........	66	128	194			
c........	59	128	187			
3° *a*........	74	177	251	252	595	847
b..... ..	102	240	342			
c........	76	178	254			
4° *a*........	58	128	186	199	408	607
b........	84	165	249			
c........	57	115	172			
5° *a*........	65	127	192	219	425	644
b........	93	186	279			
c........	61	112	173			
6° *a*........	85	239	324	246	593	839
b...	78	179	257			
c........	83	175	258			
7° *a*........	72	298	370	206	611	817
b........	72	188	260			
c........	62	125	187			
8° *a*........	53	187	240	232	573	805
b........	106	217	323			
c	73	169	242			
				1 774	4 275	6 049

Il faut dire que je n'ai pas pris pour base de ces différents calculs le nombre des tiges de *Rumex*, mais bien le nombre des plantes en les déterrant avec les racines ; or certaines de ces plantes avaient poussé jusqu'à 10 tiges.

Critique des résultats.

S'il est vrai que Galilée ait dit : « Mesure ce qui est mesurable et rends mesurable ce qui n'est pas mesurable », nulle part, me semble-t-il, cet axiome n'a été moins suivi que dans le domaine dont nous nous occupons ici. Les expériences faites depuis fort longtemps avec les animaux et surtout avec l'homme nous égarent dans un dédale d'observations contradictoires et de théories abracadabrantes dont je ferai grâce au lecteur. Spéculer sur un problème est certainement plus attrayant que se livrer à des recherches minutieuses, dont les préliminaires sont souvent pénibles et ennuyeux. C'est sans doute pour cela que l'on trouve sur notre sujet plus de théories, basées sur des généralisations trop hâtives, que de faits vraiment acquis et qui tiennent debout.

Dans les questions de variation, de corrélation, d'hérédité, etc., les mathématiques ont incontestablement un rôle important à jouer malgré ce que peuvent dire contre elles les esprits à qui un certain vague est nécessaire.

Laissant de côté tous les travaux qui traitent de la détermination du sexe chez l'homme et les animaux, je ne mentionnerai que ceux s'occupant des plantes ; car il n'est pas admissible de reporter aux plantes les conclusions d'expériences faites sur le règne animal. On ne peut pas assimiler une plante, surtout une plante supérieure, à un animal.

Au sujet des différents amendements décrits plus haut, je voudrais rappeler ici un travail de E. LAURENT (1), sur l'influence de l'alimentation minérale sur la production des sexes chez les plantes dioïques. D'après cet auteur l'alimentation peut influer directement sur le sexe de certaines plantes, par exemple chez l'épinard un excès d'engrais azoté ou de chaux donne plus de pieds mâles ; la potasse et l'acide phosphorique, par contre, augmentent le nombre des pieds femelles. LAURENT n'a pas seulement constaté une modification imprimée directement par l'alimentation au sexe des plantes observées, il prétend encore que les éléments nutritifs réagissent sur le sexe des embryons produit par ces mêmes plantes, en ce sens que les graines provenant de plantes cultivées avec excès d'engrais azotés donnent moins de pieds mâles, plus de pieds femelles, et parmi les individus monoïques un plus grand nombre de fleurs femelles. Au contraire, un excès de potasse et d'acide phosphorique prédispose les graines à donner plus de pieds mâles parmi les individus dioïques et plus de fleurs mâles parmi les individus monoïques. Il a observé en outre que les petites graines donnent presque toujours plus de pieds mâles que les grosses.

---

(1) LAURENT (E.), De l'influence de l'alimentation minérale sur la production des sexes chez les plantes dioïques (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CXXXVII [I], p. 689-692.

A mon avis LAURENT a pratiqué sur un nombre trop restreint de plantes et je me suis proposé de vérifier ses assertions. Il faut ajouter du reste que chez le chanvre et la mercuriale annuelle, il n'a pu constater aucune influence bien nette de l'alimentation sur le nombre des pieds mâles et des pieds femelles. Le chanvre a été choisi comme plante à essais par nombre d'auteurs pour répondre à la question de la détermination du sexe, mais les résultats sont contradictoires. On a varié les conditions extérieures : alimentation, lumière, humidité, et l'on a trié les fruits comme je l'ai pratiqué. Abstraction faite des résultats plus que douteux de MAUZ (1), d'après lequel la lumière et la sécheresse doivent favoriser le sexe mâle, l'humidité, les engrais et le manque de lumière le sexe femelle, et qui affirme les choses les plus fantaisistes, on peut citer les recherches, anciennes aussi, mais incomparablement plus minutieuses, quoique interprétées faussement, de GIROU DE BUZAREINGUES. Déjà en 1827 il a entrepris des recherches pour savoir « si le sexe des plantes dioïques dépendait du plus ou moins de nourriture ou du volume de la semence ». Il a ensemencé du chanvre sur un terrain gras et sur un terrain aride ; une fois la plante a été semée épais sur un point et clair sur un autre ; dans l'une et l'autre partie de l'expérience, les fruits avaient été divisés en trois qualités : petite, moyenne et grosse. Le résultat n'a rien présenté de constant, dit-il : « Ici le chanvre semé dru, le terrain aride, la semence petite, m'ont donné plus de mâles, et ailleurs plus de femelles ; et les rapports des sexes ont été tellement variables, que je n'ai pu en rien déduire ».

Dans les recherches de 1828 il s'est posé les questions suivantes (2) :

1° Quelle est la répartition du sexe chez les descendants des plantes faibles et fortes? Les faibles donneraient-elles plus de mâles que les fortes ?

2° La proportion du sexe serait-elle la même chez des plantes provenant de semences de la partie supérieure des épis que chez les plantes provenant de semences de la partie inférieure des épis ?

---

(1) MAUZ, *vide* HEYER (FR.), Untersuch. ü. d. Verhältnis d. Geschlechtes bei ein-u. zweihäusigen Pflanzen (*Ber. aus d. physiolog. Laboratorium d. landw. Instituts d. Universität Halle*. I. Bd. 5. Heft, 1884, p. 27).

(2) GIROU DE BUZAREINGUES (C.). Expériences sur la génération des plantes (*Ann. des sc. nat.* Paris, 1828, t. XVI, p. 140).

Grâce à toutes sortes d'accidents, Girou de Buzareingues n'a pu récolter que 125 exemplaires, c'est-à-dire très peu de plantes pour chacune des six séries d'essais. Rapporter les chiffres obtenus dans chaque cas à 1000 femelles, comme Girou l'a fait, n'est pas admissible, et voilà pourquoi la conclusion que la moitié inférieure de l'épi donne plus de plantes mâles que la supérieure paraît osée.

En 1829 (1), il a entrepris d'autres expériences avec le chanvre, cherchant une solution à la question suivante : le chanvre non fécondé porte-t-il de la graine susceptible de produire des sujets féconds ?

Puisque cette question, résolue du reste, ne nous intéresse pas ici, je ne citerai pas les résultats. D'autres expériences de la même année ont redonné plus de plantes femelles provenant de fruits du sommet de l'épi et plus de plantes mâles provenant de fruits du milieu de l'épi, qui sont les plus lourds, et il en conclut que « chez le chanvre, comme chez les oiseaux et les mammifères, les germes les plus gros et les plus petits donnent spécialement des mâles et les moyens des femelles », assertion qui peut être très mal comprise et qui, en tout cas, est très sujette à caution. Il a opéré avec 14000 individus, mais néanmoins ses chiffres, qui doivent prouver l'énoncé ci-dessus, ne me paraissent nullement concluants.

D'autres auteurs ont répété plus tard des expériences semblables à celle de Girou de Buzareingues. Haberlandt a conclu d'essais faits en 1868 (2) :

1° Que le triage des fruits selon leur grandeur et leur poids spécifique reste sans influence sur le nombre proportionel des plantes mâles et femelles du chanvre ;

2° Que la fumure et le temps des semailles ne peuvent pas non plus influencer la proportion des sexes ;

3° Que le sexe de la plante paraît déterminé dans la semence.

---

(1) Girou de Buzareingues (C.), Suite des expériences sur la génération des plantes (*Ann. des sc. nat.* Paris, 1831, t. XXIV, p. 138).

(2) Haberlandt (Fr.), *Wiener landw. Zeitung*, 1869, Nr. 3.

Pourtant Haberlandt croit à cette époque qu'il pourrait être possible d'influer sur le sexe des semences en voie de formation. Ce serait la méthode indirecte, par opposition à la méthode directe sur la plante même. Notons que Haberlandt émet aussi dans ce travail l'idée que la proportion des sexes chez les plantes dioïques n'a rien de constant.

Les expériences de Leydecker (1), sont à peu près analogues à celles de Haberlandt. Il a pris en considération ; 1° le poids des fruits ; 2° le temps des semailles, et 3° la fertilité du sol. Il a opéré avec du chanvre de Brisgau.

Voici ses résultats :

	♂	♀
	p. 100.	p. 100.
Fruits d'un poids élevé	48,9	51,1
— — moyen	24,4	71,6
— — faible	38,8	61,2
Avec fumure fraîche	31,8	68,2
Sans engrais	42,9	57,1
Ensemencement hâtif	38,1	61,9
— tardif	39,3	60,7
En moyenne	38,3	61,7
Fruits gris, gris foncés	52,6	47,4
— presque noirs (plus mûrs)	14,1	85,9

Et il conclut : 1° Le poids des fruits ne peut avoir aucune influence sur le sexe des plantes ;

2° L'époque de l'ensemencement ne paraît pas avoir davantage d'influence sur la formation du sexe ;

3° La richesse du sol peut favoriser la production de plantes femelles, tandis que les plantes mâles se développent en plus grande proportion sur un sol pauvre. Ce dernier point est en contradiction avec l'assertion de Haberlandt, mais, puisque ni ce dernier ni Leydecker n'ont indiqué le nombre des plantes sur lesquelles ont été faites les expériences, on ne peut vérifier leur conclusions. On pourrait au besoin calculer l'indice de variabilité avec le pourcentage des plantes mâles et femelles qu'ils ont noté, mais cela n'a pas grand intérêt.

Plus tard Haberlandt (2), a repris ses recherches. Il a ensemencé du chanvre trié en neuf séries selon la grandeur, le poids et la coloration : 2 000 graines de chaque série. Il indique brièvement que ses résultats furent négatifs. Les plantes issues de ces fruits ne montraient dans la proportion des sexes que des différences insignifiantes.

---

(1) Leydecker (Landw. Wochenbl., Wien 1870, p. 209) chez Blomeyer (A.), Die Cultur der landwirtschaftl. Nutzpflanzen. Leipzig, 1891, II Bd., p. 367.

(2) Haberlandt (Fr.), Welche Einflüsse bedingen das Geschlecht der Hanfpflanzen ? (*Fühlings landw. Ztg.*, 1874, p. 920). — *Fühlings landw. Ztg.*, 1877, p. 881.

D'autres essais furent faits en pots avec des plantes au nombre de 110. L'influence d'une plus ou moins grande humidité et de plus ou moins d'espace pour les racines resta nulle, tandis que le manque de lumière et une riche fumure semblaient influer sur le développement du sexe en ce sens que ces deux conditions extérieures et le développement du sexe femelle montraient un rapport de cause à effet.

Mais Haberlandt sentait certainement qu'il avait expérimenté sur un nombre trop restreint de cas ; c'est pour cela qu'il a continué en 1876 l'examen de la question. Il a utilisé une autre fumure, une lumière différente et un ensemencement serré et clair. Il arrive à la conclusion qu'en général les femelles sont plus nombreuses que les mâles, quelles que soient les conditions extérieures. Il a trouvé, sur 6282 exemplaires récoltés, 54,46 p. 100 de ♀ et 45,54 p. 100 de ♂. Il déclare non fondée la supposition suivant laquelle le développement du sexe serait favorisé par des conditions extérieures.

Enfin Haberlandt a entrepris, en 1877 (1), des expériences pour se rendre compte de quel sexe sont généralement les plantes de chanvre qui meurent au cours de leur développement. Il a fait germer 1 000 fruits et a planté les plantules quatre jours consécutifs. Il a récolté 782 plantes parmi lesquelles 49,5 p. 100 ♂ et 50,5 p. 100 de ♀. 21,8 p. 100 des plantules avaient péri.

Des plantules plantées les quatre jours consécutifs, celles plantées les premiers jours ont donné plus de mâles, que de femelles, et cela dans la proportion où la mortalité était moindre ; par contre, parmi celles plantées les derniers jours, il se développait plus de femelles, développement allant de pair avec une grande mortalité.

Haberlandt tire de ces expériences la conclusion que les plantes mâles du chanvre sont exposées a une plus grande mortalité pendant leur développement que les plantes femelles, voilà pourquoi la proportion des femelles serait plus élevée au moment de la reproduction.

---

(1) Haberlandt (Fr.), Welche Einflüsse bedingen das Geschlecht der Hanfpflanzen (*Fühlings landw. Ztg.*, 1877, p. 881).

Saccardo (1) a fait en 1879 des expériences avec des graines de chanvre petites et grandes. Il les a ensemencées dans quatre sols différents, mais les résultats n'ont pas été concluants. Toutefois il dit que des semences moins développées, et par là plus petites et plus légères, paraissent donner naissance à plus de plantes femelles que de mâles, et que dans la terre sablonneuse, les semences du chanvre germent en plus grand nombre et produisent, les grosses comme les petites, une visible majorité de femelles. Saccardo avait le sentiment très net que les chiffres obtenus dans son expérience avec le chanvre ne suffisaient pas pour conclure définitivement et il écrit à la fin de son travail : « Ma queste deduzioni per divenire attendibili hanno bisogno senza dubbio di essere corroborate da ulteriori prove sperimentali, condotte possibilmente su più larga scala. »

Heyer (2) a publié un travail de fond sur la proportion des sexes chez les plantes dioïques et monoïques. Focke (3) lui rend le témoignage que c'est la seule étude sur le développement des sexes chez les phanérogames que l'on puisse citer avec confiance. Contrairement à ce qu'avait prétendu Haberlandt, Heyer affirme que la répartition des sexes chez *Cannabis* est, comme celle de *Mercurialis*, constante pour les plantes issues de semences de provenances très diverses. Il arrive aussi à des résultats négatifs à propos de l'influence des conditions extérieures sur la formation du sexe. Pourtant, dans l'appe-u dice de son minutieux travail, il conclut de la même manière que Haberlandt : la vitalité des plantules mâles doit être moins grande que celle des plantules femelles, car la mortalité des plantules va parallèlement avec une augmentation du nombre des femelles dans les séries qui se suivent.

---

(1) Saccardo (P.-A.), Sulle cause determinanti la sessualità nella Canape (*Bullettino della soc. veneto-trentina di scienze naturali.* Padova, 1879, t. I, p. 16).

(2) Heyer (Fr.), Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen u. zweihäusigen Pflanzen (*Ber. aus d. physiolog. Laborat. d. landw. Instituts d. Universität* Halle. I Bd. 5. Heft, 1884, p. 1 et ff).

(3) Focke (W.-O.), Kritik der Dusing, schen Arbeit (*Bot. Ztg.* 43. Jhrg., 1885, p. 188).

Heyer a examiné plus de 40 000 plantes et la proportion des sexes était de 100 ♂ à 114,93 ♀ ; il dit avec raison que l'on peut considérer ces chiffres, vu le très grand nombre des cas observés, comme tout près de la norme.

Hoffmann (1) a fait, comme Girou de Buzareingues, des expériences sur des plantes dioïques semées dru et clair, mais il est arrivé, en ce qui concerne le chanvre, à des résultats semblables, c'est-à-dire négatifs. Il pense que chez cette plante le sexe de l'embryon est déjà déterminé, ce qui ne serait pas le cas chez *Spinacia* et *Rumex acetosella*, où, en ensemençant serré, on favorise la production des mâles et en ensemençant clair celle des femelles. Heyer reproche aux expériences de Hoffmann le petit nombre des cas observés, et Hoffmann lui-même avoue qu'elles devraient être faites plus en grand pour appuyer son assertion d'une manière concluante.

J'ai l'intention de publier ultérieurement les expériences que j'ai entreprises avec *Spinacia* en vue de contrôler les essais de Hoffmann et ceux de Laurent que j'ai cités plus haut.

Fisch (2) s'est occupé aussi d'établir le nombre proportionnel du sexe chez *Cannabis*. Il a examiné en même temps une série de conditions extérieures, qui pourraient être en relation avec une modification de la proportion du sexe. Malgré qu'à priori il refuse d'admettre que la détermination du sexe ne puisse se faire qu'après la germination, il a entrepris néanmoins quelques recherches dans cette direction.

Il a étudié l'influence de différentes conditions extérieures : un ensemencement dru et clair, un sol riche et pauvre, des semences d'âges différents ; il a cherché la proportion des sexes en opérant avec un nombre élevé de plantes et observé surtout comment le nombre proportionnel des sexes se réalise chez tous les descendants d'une seule plante. Ses conclusions sont les suivantes :

---

(1) Hoffmann (H.), Ueber Sexualität (*Bot. Ztg.*, 43, Jhrg., 1885, p. 145 et 161).

(2) Fisch (C.), Ueber die Zahlenverhältnisse des Geschlechtes beim Hanf (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. V, 1887).

1° La proportion des sexes chez le chanvre, au moins chez la variété dont je me suis servi, est constante en ce sens que pour 100 ♀ on trouve 64,84 ♂.

2° L'ensemble de la descendance d'une seule plante femelle répond de toutes manières à cette proportion.

3° Les influences extérieures s'exerçant sur la germination des semences ou leur développement ne troublent pas la proportion des sexes, ce qui prouve que le sexe est déjà différencié dans les semences.

4° Chaque plante produit, sous l'influence de circonstances différentes, des semences qui présentent toujours la même proportion des sexes.

5° Les semences qui produisent des plantes mâles germent en général plus vite que celles qui produisent des plantes femelles.

6° Sur une seule et même plante, la maturation des graines se fait de telle sorte qu'au commencement il y a davantage de femelles et plus tard des femelles et des mâles en nombres à peu près égaux.

Ce dernier point est en contradiction avec l'observation de Girou de Buzareingues ; nous verrons plus loin laquelle des deux assertions mérite le plus de crédit. Chose beaucoup plus grave, il est aussi en contradiction avec l'expérience de Noll (1) d'après laquelle la position des graines sur la plante-mère n'a aucune influence sur la loi qui règle la proportion des sexes. Les points 2, 3 et 4 ne concordent pas non plus avec les observations de ce dernier auteur.

La proportion de 100 ♂ à 154,23 ♀ est considérée par Fisch comme caractéristique d'une race différente de celle examinée par Heyer.

D'après Strasburger (2) on pourrait admettre que cette différence est due à ce que les fruits choisis par Fisch provenaient de plantes femelles ayant été fécondées par le pollen de plantes mâles avec tendance à l'hermaphroditisme, car d'après les recherches de Correns (1) sur *Satureia hortensis*, le pollen d'une forme plus ou moins hermaphrodite ne joue dans la formation des embryons que le rôle d'un excitant au développement, les femelles seules transmettent leur sexe ; le sexe femelle aurait été de cette façon favorisé dans les expériences de Fisch, qui méritent autant de confiance que celles de Heyer puisqu'il a opéré avec un nombre encore plus considérable de plantes.

---

(1) Noll (Fr.), Vorläufiger Abschluss der Versuche über die Bestimmung des Geschlechts bei dioecischen Pflanzen (*loc. cit.*).

(2) Strasburger (E.), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis u. Reductionsteilung. Jena 1909, p. 40.

Noll admet *a priori* que la détermination du sexe chez les plantes supérieures, les phanérogames, a lieu la plupart du temps indépendamment des circonstances extérieures, et cette indépendance est d'après lui compréhensible, si l'on se place à un point de vue œcologique.

Comme nous venons de le voir, Noll, de même que Fisch, veut savoir s'il y a des endroits sur la plante-mère des pieds dioïques qui produisent un sexe plutôt que l'autre. Après avoir eu un résultat négatif il cherche si la détermination du sexe pourrait avoir lieu déjà dans la cellule-œuf non fécondée. Là aussi son résultat est négatif : la plante femelle du chanvre ne joue aucun rôle dans l'établissement de la proportion constante des sexes qui dépend uniquement des mâles. La détermination du sexe se fait donc par les cellules sexuelles mâles au moment de la fécondation.

Telles sont les conclusions de ses expériences. Là-dessus il construit les hypothèses suivantes : chaque sexe produit des cellules reproductrices de son propre sexe, par conséquent les femelles seulement des œufs femelles et les mâles des spermatozoïdes mâles, avec cette différence que chez ces derniers la tendance mâle est plus marquée chez les uns que chez les autres. Les plus fortement mâles produiraient dans l'œuf, toujours femelle, le sexe mâle et les plus faibles seraient dominés par le sexe de l'œuf et produiraient des femelles.

Il termine son étude en disant que si le sexe des descendants est déterminé par des circonstances extérieures, c'est l'œuf qui décide du sexe, mais là où la détermination est indépendante du monde extérieur, où elle est donc réglée par des phénomènes corrélatifs internes, elle dépend des cellules mâles.

---

(1) Correns, Die Rolle der männlichen Keimzellen, etc. (*loc. cit.*).

Strasburger (1), s'appuyant sur ses propres essais au sujet de la répartition des sexes chez les plantes dioïques, entre autres aussi *Cannabis*, émet l'opinion qu'une détermination des sexes à volonté n'avait pas réussi jusqu'à présent chez les phanérogames dioïques. La sélection artificielle serait, d'après lui, la seule voie où une modification de la proportion des sexes deviendrait possible. Pour cela il faudrait utiliser les variations individuelles. En combinant celles-ci toujours conformément au but que l'on se propose, on arriverait à obtenir une race ayant une autre répartition des sexes. Les différentes races ont dû se former de cette façon dans la nature.

Dans un travail récent il revient sur la même question et il déclare que, théoriquement, l'influence sur la détermination du sexe est réalisable. Si on pouvait agir sur les noyaux des tissus embryonnaires à la façon d'*Ustilago violacea* qui excite le *Melandrium* à produire des fleurs mâles dans lesquelles il puisse se développer, on aurait alors la perspective d'arriver à un résultat positif.

Le seul auteur affirmant nettement que le sexe du chanvre n'est pas définitivement fixé dans la semence est Molliard (2). Il résume ainsi ses observations :

1° Le milieu peut agir sur la détermination du sexe du chanvre dès le développement de la semence.

2° Contrairement à la théorie actuellement admise, la transformation des fleurs mâles en fleurs femelles s'opère, en ce cas, dans des conditions désavantageuses pour le développement de l'appareil végétatif ; la taille des plantes dépassait à peine 20 centimètres. Une première fois il a obtenu 147 plantes dont 119 ♀ et 28 ♂, une seconde fois 172 plantes dont 148 ♀ et 24 ♂. Les plantes mâles présentaient, fait très important, tous les états de transition entre la fleur mâle et la fleur femelle normale. Cette transformation n'est due, d'après Molliard, ni à la nature chimique du sol, ni à l'humidité, ni à la température, mais à la faible intensité de lumière dans la serre où se trouvaient ses plantes.

---

(1) Strasburger (E.), Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (*Biol. Centralbl.*, 20. Bd. 1900, p. 657 ff.). — Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen (*Jahrb. f. wissensch. Botanik*, 48, Bd., 1910, p. 427).

(2) Molliard (M.), Sur la détermination du sexe chez le chanvre (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CXXV, 1897, p. 792). — De l'influence de la température sur la détermination du sexe (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CXXVII, 1898, p. 669).

Strasburger (1), qui avait étudié l'action de la lumière sur le chanvre, ne lui attribue aucune influence et il se demande si Molliard n'a pas expérimenté avec des semences ayant une tendance à la monoëcie, par conséquent vouloir voir là une action quelconque de la lumière doit être une erreur.

Dans un travail minutieux sur le chanvre, Muth (2) se pose les questions suivantes :

1° Est-ce que les variations dans les fruits du chanvre sont héréditaires ?

2° Ont-elles une influence sur la formation du sexe des plantes ?

3° Les engrais ont-ils une influence sur la couleur des fruits et sur la formation du sexe ?

Se basant sur ses expériences, il répond à la première question que la couleur, la grandeur, la forme, le poids absolu et spécifique des fruits, le brillant et les nervures de l'enveloppe, caractères qui peuvent au besoin servir à déterminer la provenance des fruits, sont assez uniformes chez les fruits d'une même plante, mais leur transmission aux descendants ne se réalise qu'en partie. Il n'a pas pu déduire de ses résultats quelque chose qui ressemblât à une loi, bien que la couleur et le poids des semis, de même que le poids des plantes-mères, prévalussent chez les descendants directs.

Ses expériences sur la détermination du sexe ne prouvèrent rien du tout, et il dit à ce propos qu'il pourrait bien être chimérique de vouloir influencer par des mesures culturales la proportion des sexes dans les champs de chanvre. D'après lui, le sexe de cette plante est déterminé dans la semence, si ce n'est d'une manière absolue, du moins suffisamment pour ne pas varier sous l'influence des circonstances que l'homme a fait intervenir jusqu'ici.

La proportion des mâles et des femelles varie extraordinairement chez les descendants des différentes plantes, par exemple de 100 ♂ pour 147 ♀ jusqu'à 100 ♂ pour 73 ♀, le plus souvent les chiffres oscillent entre 100 ♂ pour 110 à 120 ♀.

---

(1) Strasburger (E.), Vers. mit. diöc. (*Pfl. Biol. Centralbl.*, 1900, *loc. cit.*).

(2) Muth (F.), Untersuchungen über die Früchte des Hanfes (*Jahresber. d. Vereinigung d. Vertreter f. angewandte Botanik.* Jhrg. III, 1906, p. 76).

On ne peut constater aucune relation entre le poids des fruits et la formation du sexe chez les graines d'une couleur brun-jaunâtre et gris-brunâtre, mais chez les graines gris-argenté-blanchâtre, grises et vert-clair, on peut constater que les mâles augmentent dans la même proportion que le poids des graines et leur pouvoir germinatif diminuent.

Il existe une corrélation entre la couleur de la graine et la plante en ce sens que les fruits brun-jaunâtre et gris-brun donnent les plus hauts pourcentages de germination et fournissent le meilleur rendement. Les plantes issues de fruits gris-argenté montrent une durée de végétation plus courte que celles issues de fruits brun-jaunâtre et gris-brunâtre.

Sur la question des conditions extérieures et de leur influence sur la couleur des fruits du chanvre, il dit qu'en général la sécheresse, la lumière intense et une durée de végétation courte favorisent la formation des fruits gris-argenté et tout particulièrement des gris-argenté à marbrures foncées. D'un autre côté, une nourriture abondante et une humidité suffisante favorisent la formation des fruits bruns et gris-brun.

En même temps que MUTH, FRUWIRTH (1) s'est occupé aussi de la fréquence des différentes couleurs des fruits du chanvre, de leur poids, leur pouvoir germinatif, de l'hérédité des couleurs, de la corrélation entre les couleurs et du développement des plantes issues de fruits de différentes couleurs. FRUWIRTH affirme que la couleur s'hérite, et que les fruits d'une couleur claire (gris-clair et gris-brun clair) sont les plus légers et possèdent le pouvoir germinatif le plus faible. Comme MUTH, il a observé que les fruits d'une même plante sont assez semblables de couleur et de forme.

D'après ce qui précède, je pouvais m'attendre à ce que la proportion des sexes chez le chanvre ne subît aucune modification, ni du fait des engrais, ni du fait d'un triage des fruits. Le sexe est déjà déterminé dans la semence, ou, pour mieux dire, la prépondérance des caractères de l'un des sexes sur ceux de l'autre sexe est fixée dès la fécondation, de sorte que les interventions appliquées jusqu'ici par les expérimentateurs devraient rester sans résultats. Je me suis du reste plutôt attaché à étudier l'action des engrais et du triage des fruits sur les embryons se formant chez les plantes en observation, et surtout à fixer la longueur relative des deux sexes et l'influence que pouvaient avoir sur elle les différents amendements, le triage des fruits ou autres changements dans les circonstances extérieures, bref, à vérifier et à varier quelques-unes des expériences des auteurs cités plus haut.

---

(1) FRUWIRTH (C.), Die Färbung der Früchte des Hanfes (*Fühlings landw. Ztg.*, 54. Jhrg., 1905, p. 325).

Du fait que le chanvre n'a guère donné que des résultats négatifs il ne faut pas inférer qu'il en soit ainsi chez toutes les autres plantes dioïques. Il faut peut-être faire une distinction (comme chez les animaux) entre les plantes dioïques, où le sexe est déterminé même avant la fécondation (détermination progame), ou pendant la fécondation (détermination syngame), ou après la fécondation (détermination épigame) ; dans ce dernier cas les conditions extérieures peuvent exercer plus ou moins d'influence. Ce que l'on connaît jusqu'ici ne tranche pas la question d'une manière définitive, bien que, d'après le travail de NOLL, il y ait forte probabilité que la détermination du sexe chez les plantes dioïques supérieures (*Cannabis*) se fasse d'une manière syngame. Les expériences doivent être variées et s'étendre sur le plus grand nombre possible d'espèces et de générations différentes.

En ce qui concerne *Rumex acetosa*, il n'a été fait, à ma connaissance, aucun essai dans le sens où je les ai entrepris ; toutefois il existe chez HOFFMANN (1) une petite note concernant cette plante. Il a compté à plusieurs endroits, près de Giessen, de l'oseille (*Rumex acetosa*) à l'état sauvage ; il a trouvé pour 100 ♀ 28 ♂ (total des cas observés, 584 dont 454 femelles et 130 mâles). Après avoir ensemencé la même plante, il a obtenu 194 exemplaires, dont 123 femelles et 71 mâles (100 ♀ : 58 ♂).

Pour vérifier mes résultats par la statistique, j'ai utilisé tout particulièrement les livres de JOHANNSEN (Elemente der exakten

---

(1) HOFFMANN (H.), Ueber Sexualität (*loc. cit.*).

Erblichkeitslehre), Davenport (Statistical Methods) et Chodat (Principes de botanique). Soit Davenport, soit Johannsen ont donné le développement des formules employées aujourd'hui dans la biologie et les ont rendues intelligibles même à ceux qui ne sont pas spécialement mathématiciens. Je me permets de renvoyer le lecteur à ces beaux ouvrages pour toutes les formules que la restriction de ce travail m'interdit d'exposer tout au long.

L'exemple le plus simple d'une variation alternative, dit Johannsen, nous est donné par les organismes unisexués. Ils sont ou mâles ou femelles ; ces variations ne sont donc pas quantitatives comme les variations de longueur, de poids, etc. (dont nous parlerons plus tard), mais qualitatives : nous demandons combien il y a de mâles et combien de femelles.

Chez les plantes, on ne peut pas distinguer la proportion des sexes immédiatement après leur germination, comme on la distingue chez l'homme et les animaux dès leur naissance. Chez ces derniers, on peut établir une comparaison entre la proportion des sexes au moment de la naissance et plus tard, par exemple, au temps de la reproduction, proportions qui ne sont pas toujours égales, mais, à ce qu'il semble, toujours constantes.

Chez les végétaux, il s'agit seulement du nombre proportionnel des sexes entre plantes où les fleurs sont nettement reconnaissables, mâles ou femelles. Dans les semences et après la germination, la proportion des sexes peut être tout autre, et celle qui est connue pourrait n'être qu'une sensible modification de la première, par suite d'une plus grande mortalité de l'un des sexes, le mâle probablement ; fait auquel quelques-uns de ceux qui expérimentaient sur les plantes dioïques n'ont pas accordé une attention suffisante. Je ne doute pas que si le sexe est définitivement fixé dans la semence, on arrivera à le distinguer bien avant le stade de la reproduction de la plante. Darwin (1) cite un cas parmi les Restaciées où Bentham et Oliver ne pouvaient réunir spécifiquement les individus mâles et femelles d'une même espèce, et H. Karsten (1) prétendait même que l'on pouvait distinguer, chez le chanvre, les mâles des femelles sitôt après la germination, vu que les plantules femelles étaient plus vigoureuses (ce qui paraît très douteux).

---

(1) Darwin (Ch.), Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Uebersetzung v. J. V. Carus. Stuttgart, 1877, p. 9.

Nous avons donc deux alternatives : l'une femelle, l'autre mâle. L'une des deux, n'importe laquelle, est considérée comme unité ; par exemple, l'alternative mâle étant considérée comme unité, l'autre sera zéro (classe des non-mâles) ; et nous aurons deux classes : la classe où chaque cas compte pour 0 et l'autre où chaque cas compte pour 1.

Voici le schéma pour la récolte du chanvre de 1909 et 1910 :

Classes.	0 (♀).	1 (♂).	Nombre des cas observés (n).
Fréquences............	14 789	13 260	28 049

La valeur moyenne, ou plus brièvement la moyenne, sera entre les deux classes. Elle est calculée en général d'après la formule :

$$M = D + d = D + \frac{\Sigma fx}{n}$$

D = point de départ (ici 0) ;
d = déviation moyenne ;
f = fréquence ;
n = nombre des cas observés ;
x = variante ou écart de chaque classe du point de départ.

Le grand *sigma* (Σ) indique qu'il faut additionner les produits obtenus en multipliant chaque variante par la fréquence respective (ici $14\,789 \times 0 + 13\,260 \times 1$). Nous aurons donc ici tout simplement :

$$\frac{+13\,260}{28\,049} = +0{,}47274.$$

Cela veut dire que nous n'avons pas besoin pour les variations alternatives de la formule ci-dessus. Si nous désignons la classe des 0 par P_0 et la classe des 1 par P_1, nous aurons :

$$d = \frac{P_0}{n} \quad \text{et} \quad \frac{P_1}{n}.$$

0, 47274 est donc la déviation moyenne du point de départ (ici 0). On aura :

---

(1) Karsten (H.), Congrès bot. Amsterdam, 1865 ; *vide* Hoffmann (H.), Ueber Sexualität (*loc. cit.*).

M en p. 100 = (0 + 0,47274) × 100 = 47,274 p. 100 ♂.

En choisissant la classe des mâles comme point de départ nous aurons $+\frac{14789}{28049} = +0{,}52726$, ou :

M en p. 100 = (0 + 0,52726) × 100 = 52,726 p. 100 ♀.

L'indice de variabilité, ou déviation étalon (standard deviation des Anglais) désigné avec un petit *sigma* (σ) a été calculé d'après la formule :

$$\sigma = \pm\sqrt{\frac{fx^2}{n} - d^2}.$$

Les lettres ont la même signification que plus haut.

L'indice de variabilité s'obtient donc en mettant les écarts du point de départ au carré (x^2), en multipliant ceux-ci par les fréquences correspondantes (f), en additionnant tous les produits (Σ) et en les divisant par le nombre des cas observés (n). Finalement on soustrait le carré de la déviation moyenne (d^2) et on extrait la racine carrée du résultat.

Mais, pour les variations alternatives on a une formule plus simple pour calculer l'indice de variabilité (voir le livre de Johannsen, p. 56 ff). Voici cette formule :

$$\sigma = \sqrt{\%\,P_0 \times \%\,P_1};$$

c'est-à-dire qu'on multiplie les p. 100 trouvés pour les variantes de la classe 0 par les p. 100 trouvés pour les variantes de la classe 1 et on extrait la racine carrée du produit. Pour notre exemple nous aurons $\sigma = \pm\sqrt{52{,}726 \times 47{,}274} = \sqrt{2492{,}5689} = \pm 49{,}92$ p. 100 ♂ ou ♀.

Dans le cas de variation alternative, la variabilité est la plus grande quand les deux alternatives sont représentées chacune par 50 p. 100. Là où il n'y a qu'une seule alternative, elle a la valeur 100 p. 100, et il n'y a naturellement pas de variation. L'indice de variabilité monte donc de la valeur 0 chez 100 p. 100 d'une des alternatives, jusqu'à la valeur maximale de 50 p. 100 des deux alternatives, pour retomber à la valeur 0 chez 100 p. 100 de l'autre alternative ; par conséquent $\sigma = 49{,}92$ veut dire que la variabilité se rapproche beaucoup du maximum.

L'erreur moyenne (E) des moyennes se calcule d'après la formule $E = \sigma : \sqrt{n}$; c'est-à-dire l'indice de variabilité divisé par la racine carrée du nombre total des cas observés, par exemple :

$$49{,}92 : \sqrt{28\,049} = 49{,}92 \; ; \; 167{,}47 = \pm 0{,}3.$$

Cette formule est extrêmement importante ; elle nous aidera à apprécier à leur juste valeur les résultats en ce qui concerne l'influence des conditions extérieures sur le developpement des deux sexes.

Avec l'erreur moyenne on calcule la vraie moyenne, en admettant qu'elle se trouve entre M + 3E et M — 3E (vraie moyenne = M ± 3E). Pour notre exemple la vraie moyenne des mâles est = 47,274 ± 3 × 0,3, donc entre 46,374 et 48,174, et pour les femelles = 52,726 ± 3 × 0,3 donc entre 51,826 et 53,626.

Plus les cas observés sont nombreux, plus la moyenne est sûre, puisque l'erreur moyenne diminue dans la même proportion que la racine carrée du nombre des cas observés augmente.

Le tableau suivant indiquera les calculs plus brièvement :

	n.	M en p. 100.		σ en p. 100.	E en p. 100.	♂ : ♀
		♂	♀			
Chanvre de Hongrie et de Brisgau 1909 et 1910...........	28 049	47,274	52,726	49,925	0,3	100 : 112
Hongrie 1909.......	23 769	47,112	52,888	49,915	0,32	100 : 112,2
Récolte 1910........	4 280	48,18	51,82	49,967	0,76	100 : 107,5
Exp. de Heyer 1883.	27 539	46,82	53,18	49,900	0,3	100 : 113,5

L'ensemble de mes résultats correspond assez bien au résultat de Heyer. Bien qu'en 1910 la plus grande partie des plantes eût péri, la proportion des mâles n'est pas plus petite, au contraire ; sur 100 mâles il n'y a que 107,5 femelles. La différence entre la récolte de 1909 et celle de 1910 ne veut naturellement rien dire ; elle n'est que de 1,068 p. 100 et son erreur moyenne $= \pm 0{,}82$ p. 100. L'erreur moyenne de la différence entre deux moyennes se calcule d'après la formule :

$$\text{E diff.} = \pm \sqrt{E_1^2 + E_2^2}$$

c'est-à-dire qu'on met au carré l'erreur moyenne de chaque moyenne, on additionne les produits et on extrait la racine carrée. Si E diff. est plus de trois fois plus petite que la différence entre les deux moyennes, on peut parier 100 contre 1 qu'il existe une différence réelle, voilà pourquoi la différence entre la proportion des sexes dans les deux années est due au hasard et se trouve tout à fait sans valeur

Haberlandt et Heyer avaient l'un et l'autre affirmé que la vitalité des plantules mâles était moins grande que celle des femelles. Si c'était vrai, nous aurions dû trouver en 1910 bien plus de femelles puisque la mortalité était telle que de 28 800 graines ensemencées il n'en vint à bien que 4 280, et cette mortalité aurait dû atteindre surtout les mâles. Or il n'en est rien. Heureusement, soit Haberlandt, soit Heyer, nous donnent des chiffres, et nous pouvons examiner à la lumière de la biométrie ce qui a amené ces deux auteurs à formuler leur opinion.

Voici les chiffres de Haberlandt :

DATE de la plantation.	NOMBRE de plantes plantées.	NOMBRE DE PLANTES développées.		P. 100 des plantules péries.	P. 100 DES PLANTES développées.	
		♂	♀		♂	♀
a. 1er juin.....	595	273	243	13,27	52,9	47,1
b. 2 —	320	102	130	27,9	43,9	56,1
c. 3 —	68	11	18	63,8	37,9	52,1
d. 4 —	17	1	4	70,5	20	80

D'après ces chiffres on calcule :

DATE.	M EN P. 100. ♂	M EN P. 100. ♀	σ EN P. 100.	E EN P. 100.
a. 1er juin......	52,9	47,1	49,91	± 2.2
b. 2 —	43.9	56,1	49,62	± 3,26
c. 3 —	37,9	62,1	48,51	± 9.01
d. 4 —	20	80	40	± 18

Comment se comportent les différences entre les diverses séries et leur erreur moyenne? Voici les chiffres :

	DIFFÉRENCES.	E DIFF.
1° *a* — *b*	± 9	± 3,93
2° *a* — *c*	15	9,27
3° *a* — *d*	32,9	18,13
4° *b* — *c*	6	9,58
5° *b* — *d*	23,9	18,29
6° *c* — *d*	17,9	20,12

De ces six différences la plus grande par rapport à l'erreur moyenne est la première ; c'est par conséquent la plus sûre, mais elle n'est pourtant pas trois fois plus grande que l'erreur moyenne ; les autres sont encore moins sûres, et les trois dernières n'ont aucune valeur. Ainsi ces calculs n'ont donné aucune certitude mathématique permettant de conclure dans le sens de Haberlandt. Cela ne veut pas dire que cet auteur ait absolument tort, car si l'on suppose que les sexes sont en nombre égal dans les semences, il faut admettre une plus grande mortalité des mâles, puisque la proportion des plantes femelles est plus grande dans la suite ; mais dans les expériences de Haberlandt, trop peu nombreuses, il laissa trop de place au hasard. « Le mot *hasard* sert officiellement à voiler notre ignorance ; nous l'employons pour expliquer des effets dont nous ne connaissons pas les causes. Pour qui saurait tout prévoir, il n'y aurait pas de hasard : et les événements qui nous paraissent les plus extraordinaires auraient leurs causes naturelles et nécessaires, comme les événements qui nous semblent les plus communs. » (A. Quetelet.)

Les mathématiques nous permettent d'apprécier le degré de probabilité d'une assertion et peut-être de distinguer ce qui est du domaine du hasard et ce qui est dû à des causes connues.

Examinons les chiffres de Heyer :

NOMBRE de graines germées.	PLANTULES n'ayant rien donné.		PLANTES développées.			♂ : ♀
	Total.	En p. 100.	Total.	♂.	♀	
a. le 1^{er} jour 1400.	149	10,6	1 251	606	645	100 : 106,43
b. le 2^e — 852.	231	27,1	621	297	324	100 : 109,09
c. le 3^e — 320.	219	68,4	101	47	54	100 : 114,89
d. le 4^e — 116.	76	65,5	40	16	24	100 : 150
e. le 5^e — 42	33	78,5	9	5	4	160 : 80
f. le 6^e — 21.	16	76,1	5	2	3	100 : 150
2 751.	724	26,31	2 027	973	1 054	100 : 108,32

D'après ces chiffres on calcule :

	M EN P. 100 ♂	M EN P. 100 ♀	σ EN P. 100.	E EN P. 100.	E².
a	48.44	51,56	49,97	± 1,41	1,9881
b...........	47,82	52,17	49,94	2	4
c...........	46,53	53,46	49,87	4,96	24,6016
d...........	40,00	60,00	49,00	7,75	60,0625
e...........	55,55	44,44	49,68	16,56	274,2336
f...........	40,00	60,00	49,00	22,00	484

Voici les chiffres des différences entre les diverses séries :

	DIFFÉRENCES.	E DIFFÉRENCES.
a — *b*........................	± 0,62	± 2,44
a — *c*	1,91	5,15
a — *d*........................	8,44	7,87
a — *e*........................	7,11	16,62
a — *f*........................	8,44	22,04

Il ne vaut pas la peine de calculer d'autres différences, elles n'auraient pas davantage de valeur. La plus grande (entre *d* et *e*) est de 15,55 et l'erreur moyenne = ± 18,28. Une seule des différences est plus grande que son erreur moyenne ; nous voyons ainsi que la réalité de ces différences est encore bien moins sûre que celle des différences trouvées par Haberlandt, et il est étonnant qu'un chercheur aussi prudent que Heyer n'ait pas su voir là-dedans le jeu de circonstances autres que celles qu'il avait fait intervenir. On peut rappeler ici ce qu'il dit lui-même : le fait que chez les descendants d'une plante un des sexes est favorisé dans certaines limites paraît être une particularité individuelle, et cet individualisme trouve son expression lorsque les cas observés sont en petit nombre, tandis que dans un grand nombre il est compensé ; de sorte que la proportion constante se manifeste.

Revenons à mes expériences et calculons maintenant la moyenne, l'indice de variabilité, l'erreur moyenne des chiffres obtenus en 1909 et 1910 pour les parcelles amendées différemment.

CHANVRE de Hongrie.	n.	M en p. 100, ♂ ou ♀.		σ en p. 100.	E en p. 100.	♂ : ♀.
		♂	♀			
1° Sans engrais.....	3 099	46,17	53,83	49,85	0,895	100 : 116,5
2° P^2O^5.............	3 444	47,33	52,67	49,92	0,85	100 : 111,3
3° N.................	2 932	47,34	52,66	49,93	0,92	100 : 111,2
4° K^2O..............	2 271	47,86	52,14	49,95	1,04	100 : 109
5° CaO...............	3 432	48,19	51,81	49,96	0,85	100 : 107,5
6° $P^2O^5 + K^2O$......	3 607	47,93	52,07	49,95	0,83	100 : 108,6
7° N + CaO.........	3 456	49,01	50,99	49,99	0,85	100 : 104
8° Fum. complète..	3 459	45,27	54,73	49,77	0,846	100 : 120,8
Σ.........	25 700	47,380	52,611	49,931	0,311	100 : 111

Y a-t-il entre ces différents amendements une différence notable dans la proportion des sexes ? Les plantes des parcelles fumées avec l'azote et la chaux montrent la plus grande variabilité, car l'indice de variabilité ou déviation étalon y est le plus grand ; par contre les plantes des parcelles amendées avec une fumure complète présentent le plus petit indice de variabilité, par conséquent ce sont elles qui varient le moins.

La différence entre les parcelles 7 et 8 est $= \pm$ 3,74 p. 100.
E diff. $= \sqrt{0{,}85^2 + 0{,}846^2} = \pm$ 1,2.

Ici la différence est trois fois plus grande que l'erreur moyenne et l'on pourrait, à la rigueur, admettre qu'il y ait une différence entre les parcelles fumées avec l'azote et la chaux et celles amendées avec une fumure complète. Cette dernière aurait donc augmenté la proportion des femelles, ce qui confirmerait l'idée de plusieurs savants. Je n'ai qu'à rappeler

Duesing (1) Klebs (2), Nussbaum et Maupas (3) etc., qu'une nourriture riche favorise la proportion des individus femelles. Mais il ne faudrait pas conclure trop vite dans ce sens, comme nous le verrons encore plus loin ; en tout cas il ne faudrait pas interpréter ces faits en faveur de la non-détermination du sexe dans les semences. Puisqu'un grand nombre des graines ensemencées avaient péri, il faut admettre avec Cuenot, que ni une nourriture insuffisante, ni une provende riche, ne peuvent influer sur le sexe ; seulement, avec une nourriture abondante, il y a moins de femelles qui périssent qu'avec une nourriture peu variée, qui ne cause pas la mortalité des mâles. Ceci explique peut-être pourquoi l'indice de variabilité diminue surtout avec une fumure complète.

Si nous prenons encore la différence entre les parcelles 5 et 8, c'est-à-dire entre celles amendées avec du calcaire et celles avec fumure complète, nous obtenons le chiffre ± 2,92 p. 100. L'erreur moyenne est = ± 1,2 p. 100. Ici la différence n'est pas sûre, puisqu'elle n'est que deux fois plus grande que l'erreur moyenne ; les différences entre les autres parcelles le sont encore moins, car l'écart est le plus grand entre 7 et 8 et entre 5 et 8.

Le plus grand écart entre les nombres proportionnels des femelles et des mâles se trouve, pour le chanvre de Hongrie, chez les plantes issues de petits fruits ayant germé après un ou deux jours sur les parcelles 2 et 7.

	n	M en p. 100 ♂	M en p. 100 ♀	σ en p. 100	E en p. 100	♂ : ♀
7° N + CaO...........	274	36,5	63,5	48,14	± 2,9	100 : 174
2° P^2O^5...............	285	51,58	48,42	49,97	± 2,96	100 : 93,8

La différence entre les deux parcelles est.................. = ± 15,08
E diff......... = ± 4,14

---

(1) Duesing (C.), Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen (*Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaften. 17. Bd. Neue Folge* 10. Bd., 1884, p. 593-940).

(2) Klebs (G.), Ueber d. Verhältnis d. männl. u. weibl. (*Geschlechts in der Natur.* Iena, 1894).

(3) Nussbaum et Maupas, Modes et formes de reproduction des Nématodes (*Arch. zool. expér.*, 1901, vol. I).

D'après ce calcul, nous aurions une différence réelle due à la fumure inégale entre les deux parcelles : l'azote et la chaux auraient favorisé la production des femelles et l'acide phosphorique celle des mâles. Cela paraît extrêmement douteux, vu que l'ensemble des parcelles 2 et 7 n'appuie absolument pas cette conclusion, puisque les parcelles 2 donnent pour 100 mâles 111 femelles, et les parcelles 7 donnent pour 100 mâles 104 femelles.

Nous avons ici certainement affaire à une plante dont la zone ou amplitude de variation est très étendue — les déviations étalon l'indiquent très clairement — et il faudrait calculer 4 fois l'erreur moyenne pour empêcher que l'on ne prenne un jeu du hasard pour une différence réelle, provoquée par notre intervention.

Le triage des fruits d'après la couleur a donné le résultat suivant :

	n	M en p. 100 ♂	M en p. 100 ♀	σ en p. 100	E en p. 100	♂ : ♀
1° Fruits foncés.......	4 268	48,71	51,29	49,98	± 0,76	100 : 105
2° Fruits clairs.......	4 680	47,09	52,91	49,91	± 0,73	100 : 112,3
Différence........		± 1,62				
E diff.......... =		± 1,05	Par conséquent, cette différence est sans valeur.			

Le triage des fruits d'après la grandeur et le poids a donné le résultat que voici :

	Poids moy. d'une graine en gr.	n	M en p. 100 ♂	M en p. 100 ♀	σ en p. 100	E en p. 100	♂ : ♀
1° Petites graines d'un diam. plus petit que 3$^{\text{mm}}$,2.	0,0123	2 876	46,21	53,79	49,85	± 0,93	100 : 116,4
2° Grandes graines d'un diamètre plus grand que 4$^{\text{mm}}$,2.....	0,0286	4 263	47,9	52,1	49,95	± 0,76	100 : 108,7

La différence (1 — 2) = ± 1,69, et E diff. = ± 1,2. Nous voyons que la différence est à peine plus grande que l'erreur moyenne ; elle ne veut donc rien dire. Saccardo (1) avait tiré de ses expériences la conclusion que les semences moins développées, et par là plus petites et plus légères, donnaient plus d'individus femelles. J. Laurent (1) a constaté que les petites graines donnent plus de plantes mâles que les grosses. S'il y a différence, nos recherches donneraient raison plutôt à Saccardo. Mais, malgré que les fruits foncés d'un côté et les grands de l'autre aient donné une plus grande proportion de mâles que les fruits clairs et les petits, on ne peut pas affirmer que cela arrive toujours et dans toutes les conditions, puisque nos calculs nous ont montré que la différence est sans signification et se trouve en dedans des limites de la variabilité de cette espèce.

---

(1) Saccardo (P.-A.), Sulle cause determinanti la sessualità (*loc. cit*).

Les caractères extérieurs que nous avons examinés ne permettent donc aucune conclusion sur le sexe.

Prenons maintenant les plantes obtenues dans les parcelles qui ont été ensemencées avec les fruits ayant germé tôt, et les autres récoltées dans les parcelles qui ont été ensemencées avec les fruits ayant germé après trois et quatre jours, enfin celles provenant des parcelles ensemencées d'une façon très serrée avec des fruits non triés.

	n	M en p. 100 ♂	M en p. 100 ♀	σ en p. 100	E en p. 100	♂ : ♀
1° Plantes issues de graines germées tôt.	10.115	47,94	52,06	49,95	± 0,49	100 : 108
2° Plantes issues de graines germées tard.	5.972	46,97	53,03	49,908	± 0,64	100 : 112
3° Plantes issues de graines non triées..	7.682	46,13	53,87	49,85	± 0,56	100 : 116

La différence entre 1 et 2 = ± 0,97.
E différence = ± 0,806.

Les fruits germés tôt donnent une proportion de pieds mâles légèrement plus grande, mais ici, de même que pour les fruits foncés et clairs, la différence n'est pas suffisamment accusée pour que l'on puisse la considérer comme réelle, si l'on ne veut pas se contenter d'appréciations défectueuses.

La différence entre 3 (très serré) et les plantes de 1916, qui par suite d'une très grande mortalité se trouvaient assez écartées, est = ± 2,05 ; E diff. = ± 0,94. Cette différence n'est que de deux fois la valeur de l'erreur moyenne, voilà pourquoi elle est douteuse. Si elle était réelle, elle ne parlerait guère en faveur de la théorie de **Duesing** (1), basée surtout sur les expériences de **Hoffmann** (2) avec *Rumex acetosella* et *Spinacia*, d'après lesquelles l'état serré des plantes produirait une plus forte proportion de mâles, et l'état clairsemé une plus forte proportion de femelles. **Duesing** ramène tout ceci à une question de nourriture, et il désigne de noms appropriés les femelles comme le sexe de l'abondance et les mâles celui de la disette.

---

(1) Laurent (M.-J.), Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe (*Comptes rendus de l'Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Lyon, 1906).

Fisch (3) avait émis l'idée que les semences qui fournissent des plantes mâles germent généralement plus vite que celles qui donnent des plantes femelles. Examinons les chiffres qui ont conduit **Fisch** à tirer cette conclusion.

Prenons d'abord les expériences qu'il a désignées par $Ii + i_1$ et Ii_1. (De l'expérience Ii il a choisi les plantules les plus vigoureuses et les plus avancées et les a plantées à part (Ii_1) et voici les résultats :

	n	♂	♀	P. 100 ♀ il y a ♂	EN P. 100	
					♂	♀
$Ii + i_1$	2.201	865	1.336	64,74	39,3	60,69
Ii_1	151	69	82	84,14	45,69	54,30

Nous trouvons pour $Ii + i_1$, $\sigma = 48,83$; $E = \pm 1,04$; $E^2 = 1,0816$
— Ii_1 $\sigma = 49,81$; $E = \pm 4,05$; $E^2 = 16,4025$
$(Ii + i_1) - Ii_1 = \pm 6,39$; E diff. = ± 4,18.

La différence est douteuse, puisqu'elle n'est pas même deux fois plus grande que l'erreur moyenne.

Si j'ai bien compris, $Ii + i_1$ est l'ensemble des deux expériences $Ii + Ii_1$. Si on déduit donc les chiffres de l'expérience Ii_1 de ceux de l'expérience $Ii + i_1$ on on obtient pour Ii :

n = 2050 dont 796 ♂ et 1 254 ♀ ;
M = 38,83 p. 100 ♂ ou 61,17 p. 100 ♀ ;

---

(1) **Duesing** (C.), Die Regulierung des Geschlechtsverhältn (*loc. cit.*).

(2) **Hoffmann** (H.), Ueber Sexualität (*loc. cit.*).

(3) **Fisch** (C.), Ueber die Zahlenverhältnisse des Geschlechtes beim Hanf. (*loc. cit.*).

$\sigma = \pm 48{,}73$ p. 100 ♂ ou ♀;
$E = \pm 1{,}07$;
$Ii - Ii_1 = \pm 6{,}86$;
E diff. $= \pm 4{,}31$.

Cette différence n'a point de valeur non plus, l'erreur moyenne est trop grande par rapport à la différence. Ce que Fisch a observé n'est certainement pas autre chose que le fait du hasard, et il y a des réserves à faire à l'égard de sa conclusion que les semences produisant des plantes mâles germent en général plus vite que celles donnant naissance à des individus femelles,

Examinons en même temps les chiffres qui ont amené Fisch à dire que les graines qui mûrissent en premier lieu sur la plante mère donnaient davantage de pieds femelles.

EXPÉRIENCES	*n*	♂	♀	P. 100 ♀ il y a ♂	EN P. 100	
					♂	♀
VII *a*	203	34	169	22,82	16,74	83,26
VII *b*	465	103	362	28,45	22,15	77,84
VII *c*	571	222	349	63,61	38,88	61,13
VII *d*	612	288	324	88.88	47,05	52,94
VII *e*	560	212	348	60,92	37,85	62,15
VII *f*	647	313	334	93,71	48,38	51,62
Σ	3.058	1.172	1.886	62,14	38,32	61,67

Calculons la déviation étalon et l'erreur moyenne pour *a* et *f* (les deux extrêmes) et pour le total Σ :

	σ en p. 100	E en p. 100	E^2
VII *a*	37,33	± 2,62	6,8644
VII *f*	49,97	± 1,96	3,8416
Σ	48.61	± 0,88	0,7744

La différence $a - f = \pm 31{,}64$ p. 100; E diff. $= \pm 3{,}3$ p. 100.

Cette différence est presque 10 fois plus grande que l'erreur moyenne; nous avons donc des motifs suffisants pour la considérer comme réelle. Les premiers fruits qui mûrissent sur une plante contiennent par conséquent en majeure partie des semences femelles.

La différence $a - \Sigma = \pm 21{,}58$ p. 100 : E diff. $= \pm 2{,}76$ p. 100.
— $f - \Sigma = \pm 10{,}06$ p. 100; E diff. $= \pm 2{,}18$ —

Ces deux différences aussi sont réelles. Reste encore à savoir si ce résultat de Fisch n'est pas individuel. Puisque Fisch n'a opéré qu'avec les descendants de deux plantes, dont l'une n'a pas du tout donné un résultat aussi positif que celui que nous venons de rapporter, il est très plausible que l'expérience avec un grand nombre de plantes ne soit pas si concluante. Le fait que Noll, en ensemençant des graines soigneusement récoltées d'après leur position sur la plante mère, n'a pas constaté une localisation des sexes suivant les régions dont elles provenaient semble appuyer cette manière de voir.

Si l'on additionne dans les expériences de Buzareingues les plantes issues de graines du sommet de l'inflorescence et les autres provenant de graines du milieu et enfin celles issues de fruits qui s'étaient développés à la base de l'inflorescence, on obtient les chiffres suivants :

a. GRAINES DU SOMMET		*b.* GRAINES DU MILIEU		*c.* GRAINES DE LA BASE		TOTAL	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1.737	1.901	3.771	3.820	1.370	1.402	6.878	7.123

D'après ces chiffres on calcule :

	n	M EN P. 100		σ EN P. 100 ♂ OU ♀	E EN P. 100
		♂	♀		
a	3.638	47,74	52,25	± 49,94	± 0,828
b	7.591	49,67	50,32	± 49,99	± 0,573
c	2.772	49,42	50,58	± 49,99	± 0,95
Total	14.001	49,12	50,87	± 49,98	± 0,42

Différence $a - b = \pm 1{,}93$; E diff. $= \pm 1$;
— $a - c = \pm 1{,}68$; E diff. $= \pm 1{,}26$.

La première fois, la différence n'est pas même 2 fois plus grande que son erreur moyenne, elle est donc sans valeur, et la seconde fois la différence n'est pas beaucoup plus grande que l'erreur moyenne et ne prouve rien non plus. Nous avons vu que Buzareingues avait tiré de ses résultats la conclusion que les graines du sommet de la plante donnent plus de pieds femelles que celles de la base et du milieu de l'épi, ce qui est contraire à l'observation de Fisch.

Si nous prenons maintenant le chanvre de mes expériences de 1910, celui de Hongrie et celui de Brisgau séparément, nous aurons la table suivante :

	PLANTES ISSUES DE	n	M en p. 100 ♂	M en p. 100 ♀	σ en p. 100	E en p. 100	♂ : ♀
Chanvre de Hongrie.	*a.* fruits à nervures.	1.035	51,3	48,7	49,983	1,55	100 : 95
	b. — sans — .	335	49,85	50,15	49,999	2,73	100 : 100,6
	c. — mélangés...	561	50,446	49,554	49,998	2,41	100 : 98
	d. Σ	1.931	50,8	49,2	49,993	1,13	100 : 97
Chanvre de Brisgau.	*e.* Fruits à nervures.	619	44,26	55,73	49,66	2,0	100 : 126
	f. — sans — .	431	46,63	53,36	49,88	2,4	100 : 114
	g. — mélangés ..	1.299	46,65	53.35	49,88	1,38	100 : 114
	h. Σ...............	2.349	46,02	53,98	49,84	1,03	100 : 117,3

Le chanvre de Hongrie de l'année 1910 se distingue par une très grande variabilité. La déviation étalon se rapproche dans les trois cas (*a*, *b*, *c*) et pour l'ensemble (*d*) de 50 p. 100, donc du maximum qu'elle peut atteindre dans la variation alternative.

La différence entre *a* et *b* est = ± 1,45 ; E diff. = ± 3,13.

Cette différence est sans valeur et de même toutes les différences entre les autres lots du chanvre de Hongrie.

La différence du total des deux années — 1909 et 1910 — est pour le chanvre de Hongrie 52, 888 p. 100 — 49,2 p. 100 = 3,688 p. 100 ; E diff = ± 1,17. Voilà une différence qui est trois fois plus grande que l'erreur moyenne, mais nous ne pouvons dire avec certitude que la différence soit réelle, et que l'année 1910 ait augmenté la proportion des mâles, car à quoi attribuer ce résultat ? Le chanvre de Brisgau, ayant été absolument dans les mêmes conditions, n'a rien donné de pareil. Il y a eu en 1910 tant d'accidents par suite du mauvais temps, de l'intervention des souris, etc., que le nombre de 1931 plantes sur 14 400 fruits ensemencés nous fait comprendre combien grande fut la part du hasard ; et vu l'énorme variabilité du chanvre, il faut calculer 4 fois l'erreur moyenne des différences au lieu de 3 fois.

La même chose peut être dite des différences (*a*—*e*) et (*d*—*h*)

La première est = ± 7,03 p. 100 et E diff. ± 2,53 ;
La seconde est = ± 4,78 — et E diff. = ± 1,52 ;

ces différences sont également 3 fois plus grandes que leur erreur moyenne respective.

Si nous notons la différence des deux moyennes qui se trouvent le plus écartées chez le chanvre de Brisgau, nous avons celle entre *e* et *f*, qui est = ± 2,37 p. 100 et E diff. = 3,12. Cette différence est tout à fait sans valeur.

En ce qui concerne les caractères extérieurs des fruits de Cannabis sativa *pris en considération jusqu'à présent, à savoir : leur couleur (foncée ou claire), leur grandeur, leur poids, leurs nervures très visibles ou l'absence de nervures, nous pouvons conclure qu'ils ne trahissent en aucune manière leur sexe, et que celui-ci doit se manifester par des caractères bien plus intimes, échappant pour le moment à l'investigation de l'homme.*

La moyenne, l'indice de variabilité, l'erreur moyenne des chiffres obtenus en 1910 pour le chanvre de Hongrie et celui de Brisgau issu des parcelles amendées différemment, donnent la table que voici :

	FUMURE.	*n.*	M en p. 100. ♂	M en p. 100. ♀	σ en p. 100.	E en p. 100.	♂ : ♀.
Chanvre de Hongrie 1910.	1° Sans engrais....	153	52,29	47,71	49,947	4,03	100 ; 91
	2° P^2O^5............	92	47,83	52,17	49,953	5,21	100 : 109
	3° N...............	217	44,7	55,3	49,718	3,37	100 : 123,7
	4° K^2O............	225	52,89	47,11	49,916	3,33	100 : 89
	5° CaO.	192	51.04	48,96	49,988	3,61	100 ; 96
	6° $P^2O^5 + K^2O$......	336	52,98	47,02	49,918	2,72	100 : 88,76
	7° N + CaO........	272	51,47	48,53	49,978	3,03	100 : 94,28
	8° Fum. complète..	444	50,68	49,32	49,995	2,37	100 : 97,333
Chanvre de Brisgau 1910.	1° Sans engrais....	206	44,17	55,83	49,659	3,45	100 : 126,4
	2° P^2O^5............	150	46,67	53,33	49,888	4,07	100 : 114,3
	3° N...............	326	46,32	53,68	49,863	2,76	100 : 116
	4° K^2O............	185	43,78	56,22	49,611	3,65	100 : 128,4
	5° CaO...	304	45,72	54,28	49,816	2,85	100 ; 119
	6° $P^2O^5 + K^2O$.....	287	47,39	52,61	49,931	2,93	100 : 111
	7° N + CaO........	307	45,93	54,07	49,833	2,84	100 : 118
	8° Fum. complète.	584	46,58	53,42	49,882	2,06	100 : 114,7

Prenons les parcelles 3 et 6 pour le chanvre de Hongrie, comme étant celles où l'écart de la proportion des sexes est le plus marqué : 3 — 6 = ± 8,28 p. 100 ; E. diff. = ± 4,33. Cette différence est très peu sûre, et, puisque c'est la plus grande parmi les parcelles du chanvre de Hongrie en 1910, nous pouvons négliger les autres entre les différentes parcelles, sachant d'avance qu'elles sont sans valeur. Nous pouvons dire la même chose des différences entre les parcelles du chanvre de Brisgau. Les deux plus dissemblables sont 4 et 6 avec une différence de ± 3,61 p. 100 et une E diff. de ± 4,68. Cette dernière étant plus grande que la différence, celle-ci n'est d'aucune valeur.

Parmi les plantes issues de fruits triés, nous trouvons le plus grand écart sur les parcelles 3 et 6 pour les individus provenant de graines à nervures prononcées.

	n.	M en p. 100. ♂	M en p. 100. ♀	σ en p. 100.	E en p. 100.	♂ : ♀.
3° N	73	32,87	67,12	46,97	5,5	100 : 204
6° $P^2O^5 + K^2O$	64	53,12	46,87	49,89	6,24	100 : 88

Différence = ± 20,25 ; E diff. = ± 8,31.

Cette différence n'est pas sûre du tout, puisqu'elle n'est pas même trois fois plus grande que l'erreur moyenne. Nous voyons clairement par cet exemple combien facilement le fait d'opérer avec un nombre réduit de cas peut conduire à des déductions erronées. Si la parcelle 3 donne pour 100 204, et la parcelle 6 pour 100 ♂ seulement 88 ♀, on aurait pu en conclure que l'azote favorise le développement d'une plus forte proportion de femelles et l'acide phosphorique et la potasse celui des mâles. Il n'en est rien.

D'après ce qui précède, nous pouvons dire que le maximum du nombre proportionnel des femelles se trouve deux fois dans des parcelles fumées avec de l'azote, et le minimum trois fois dans les parcelles amendées avec l'acide phosphorique et la potasse. S'il y a là une différence, ce serait contraire à ce que

E. Laurent indique pour l'épinard. Mais je répète que toutes les différences que j'ai trouvées ne sont pas autre chose que la preuve d'une très grande variabilité dans la proportion des sexes. Cette variabilité est due certainement à d'autres causes que celles visées par mes expériences ; leur effet disparaît dès que l'on opère avec un nombre suffisamment élevé de plantes. A. Quetelet (1) a très bien expliqué ce phénomène à propos d'une loi trouvée par J. Bernoulli, appelée par Poisson « la loi des grands nombres », et par lui « la loi des causes accidentelles, parce qu'elle indique comment se distribuent à la longue une série d'événements dominés par des causes constantes, mais dont des causes accidentelles troublent les effets. Les causes accidentelles finissent par se paralyser et il ne reste en définitive que le résultat qui se serait invariablement reproduit chaque fois, si les causes constantes seules avaient exercé leur action. »

Si j'affirme que la variabilité du chanvre a une cause, je ne veux nullement dire que le sexe ne soit pas fixé dans la semence ; seulement cette semence, une fois germée, rencontrera des difficultés qui seront surmontées différemment suivant la force et l'adaptabilité des germes au milieu. La proportion du sexe manifestée au moment de la floraison ne serait pas autre chose que la résultante des causes constantes et accidentelles agissant sur les germes et les moyens qu'ont ceux-ci d'y répondre. Mais, les influences accidentelles et petites variations dues à l'individualisme disparaissent quand on opère avec de grands nombres; nous obtenons alors un résultat constant correspondant aux causes constantes, et le calcul de l'erreur moyenne peut nous préserver des conclusions prématurées tirées d'un trop petit nombre d'expériences.

Proportion des sexes chez *Rumex acetosa.*

Comme je l'ai déjà dit, Hoffmann avait trouvé chez *Rumex acetosa* à l'état sauvage pour 100 mâles 349 femelles, et en culture pour 100 mâles 173 femelles. Mais le nombre total des cas observés était restreint.

---

(1) Quetelet (A.), Du système social et des lois qui le régissent. Paris, 1848.

Voici mes résultats pour les différents amendements :

FUMURE.	*n.*	M en p. 100. ♂	M en p. 100. ♀	σ en p. 100. ♂ ou ♀	E en p. 100.	♂ : ♀.
1° Sans engrais...	806	28,04	71,96	± 44,92	+ 1.58	100 : 256
2° P^2O^5..........	684	28,34	71,64	45,07	1,72	100 : 252
3° N..............	847	29,75	70,25	45,71	1,57	100 : 236
4° K^2O..........	607	32,79	67,21	46,94	1,9	100 : 205
5° CaO...........	644	34,00	66,00	47,37	1,87	100 : 194
6° $P^2O^5 + K^2O$....	839	29,32	70,68	45,52	1,57	100 : 241
7° N + CaO.......	817	25,22	74,78	43,42	1,52	100 : 296
8° Fum. complète.	805	28,80	71,19	45,29	1,59	100 : 247
	6 049	29,33	70,67	45,52	0,585	100 : 241

Ce qui frappe au premier abord, c'est la proportion très grande des femelles. Sur le nombre total, il y a, pour 100 mâles, 241 femelles, donc presque 2,5 fois plus de femelles. L'indice de variabilité est moins grand que celui du chanvre. Nous n'avons que deux parcelles qui diffèrent considérablement du résultat général. Ce sont les parcelles 5 et 7, dont l'écart est de ± 8,78 p. 100 ; E. diff. = ± 2,41 p. 100. Cette différence est plus de trois fois plus grande que l'erreur moyenne, néanmoins je ne peux la considérer comme étant causée réellement par les amendements. Comment expliquer le fait que l'azote et le calcaire ensemble donnent une beaucoup plus grande proportion de femelles que les deux engrais utilisés séparément, surtout que le calcaire qui favoriserait le développement des mâles? Les parcelles 7 ont fourni passablement plus de plantes et il y aurait possibilité que sur les parcelles 5 la mortalité ait surtout atteint les femelles. Mais encore une fois pourquoi le calcaire aurait-il agi ici de cette façon et sur les parcelles 7 d'une autre? Ici encore il faut calculer l'erreur moyenne quatre fois pour pouvoir attribuer à la probabilité qu'il y ait une différence causée par les conditions que l'on a fait intervenir dans l'expérience, « une valeur équivalente à celle de la certitude ».

Les autres différences entre les diverses parcelles sont sans aucune valeur, puisque l'erreur moyenne est presque partout plus grande que la différence elle-même.

Par exemple :

8° — 1° = ± 0,76 p. 100; E diff. = ± 2,24 p. 100.
8° — 2° = ± 0,44 — E diff. = ± 2,37 —
8° — 3° = ± 0,95 — E diff. = ± 2,23 —
8° — 4° = ± 3,99 — E diff. = ± 2,47 —
8° — 5° = ± 5,20 — E diff. = ± 2,45 —
8° — 6° = ± 0,52 — E diff. = ± 2,23 —
8° — 7° = ± 3,58 — E diff. = ± 2,20 —

Nous pouvons donc conclure que les différents engrais n'ont pas eu d'influence sur la proportion du sexe chez *Rumex acetosa.* Le résultat général diffère un peu de celui de Hoffmann, mais le nombre de 194 cas, que cet expérimentateur a obtenu avec l'oseille en culture, est trop petit.

La forte proportion des femelles m'a beaucoup étonné ; cependant, comme Hoffmann en a trouvé chez l'oseille sauvage une plus considérable encore, j'ai abandonné l'idée qu'elle aurait pu avoir été causée par une grande mortalité des mâles dans mes expériences.

J'ai eu l'occasion de faire quelques dénombrements d'oseille à l'état sauvage. Le long d'un chemin au versant Est des Churfirsten, j'ai trouvé en été 1911 les chiffres suivants, en prenant le plus grand soin de ne pas compter les multiples tiges d'une plante pour autant d'individus.

	n.	♂	♁	M en p. 100. ♂	M en p. 100. ♀	σ en p. 100. ♂ ou ♀	E en p. 100.	♂ : ♀.
1°	270	96	174	35,55	64,44	± 47,86	± 2,910	100 : 181
2°	204	60	144	29,41	70,59	45,56	3,190	100 : 240
3°	380	130	250	34,21	65,79	47,44	2.434	100 : 192
4°	311	119	192	38,26	61,74	48,60	2.756	100 : 161
5°	396	120	276	30,30	69,70	45,95	2,309	100 . 230
6°	240	77	163	32,08	67.92	46,67	3,012	100 : 212
7°	338	100	238	20,59	70,41	45,64	2,483	100 : 238
	2 139	702	1 437	32,82	67,18	46,95	1,015	100 : 204

Comme nous le voyons, les deux résultats — celui des plantes cultivées et celui des plantes à l'état sauvage — diffèrent quelque peu. Ni l'un ni l'autre ne correspond probablement à la proportion constante. N'ayant pas compté le nombre des fruits ensemencés, je ne puis dire combien de semences ont avorté ; mais, en tout cas, nombre de plantules ont péri et la proportion de 100 : 241 ne correspond certainement pas à la proportion des sexes dans les semences, même si l'on admet que ceux-là ont été déterminés en nombres inégaux dans celles-ci, contrairement à l'idée de Noll, qui veut que la proportion des sexes oscille autour de la valeur 1 : 1, idée juste sans doute pour beaucoup d'organismes dioïques, si l'on pouvait les classifier à l'état embryonnaire. Cette expérience demande à être répétée avec de plus grands nombres de cas observés, pour faire disparaître l'influence des causes accidentelles et individuelles.

Le triage des fruits n'a pas produit d'effet non plus. Le dénombrement des plantes d'après la grandeur des fruits ensemencés n'a été fait que sur deux parties du champ. Voici les résultats :

	n.	M en p. 100. ♂	M en p. 100. ♀	σ en p. 100. ♂ ou ♀	E en p. 100.	♂ : ♀.
a. Fruits grands..	1 685	31,87	68,13	± 46,59	± 1,13	100 : 213,7
b. — moyens.	1 424	29,07	70,92	45,40	1,2	100 : 244
c. — petits...	738	30,48	69,51	46,02	1,69	100 : 228

$a - b = \pm 2,8$ p. 100; E diff. = ± 1,65 p. 100.
$a - c - \pm 1,39$ — E diff. = ± 2,03 —
$b - c = \pm 1.41$ — E diff. = ± 2,07 —

De ces différences, il n'y a que la première, entre *a* et *b*, qui soit plus grande que l'erreur moyenne, mais elle aussi est sans valeur. Je suis donc obligé de noter ici le même résultat négatif que pour le chanvre :

Les amendements différents et le triage des fruits d'après la grandeur n'ont pas exercé d'influence sur la proportion des sexes chez Rumex acetosa.

Bien que l'on ait réussi, chez les plantes inférieures, à supprimer à volonté l'un ou l'autre des sexes, cela ne veut pas dire que les causes déterminantes agissent partout de la même manière. Toutefois, la reproduction sexuelle étant pareille chez tous les organismes, il y a une grande probabilité pour que la différenciation des sexes repose sur des données physiologiques qui sont partout les mêmes. Voilà pourquoi je ne doute pas que l'on arrive un jour à quelque chose de positif aussi avec les phanérogames dioïques.

D'après Prantl (1), les prothalles de Fougères cultivés sans azote ne produisent point d'archégones, et, selon Klebs (2), une diminution de lumière a le même effet sur les prothalles ; le même auteur a observé avec *Vaucheria*, en cultivant cette algue dans une atmosphère raréfiée ou à une température élevée, une suppression de l'organe femelle et la formation des organes mâles à sa place. Klebs pense que ces expériences pourraient être le point stratégique que la physiologie de la formation des sexes devrait prendre comme point de départ.

Un champignon, l'*Ustilago violacea*, réussit à provoquer la formation d'étamines dans les fleurs femelles de *Melandrium* (3), ce qui prouve qu'il a un moyen de stimuler les caractères latents à se manifester. Révélera-t-il un jour son secret aux hommes ? Pourra-t-on influencer le tissu embryonnaire, la substance nucléaire, l'idioplasme ou les « Gene » (dans le sens de Johannsen (4), ou comme on se plaira à l'appeler ? Cette voie nouvelle qui s'entr'ouvre devant nous est sans doute hérissée de difficultés et avec nos moyens grossiers d'investigation nous sommes bien loin d'y avoir accès.

D'autre part, on pourrait changer la proportion des sexes d'une plante en sélectionnant des individus qui dévient de la norme. Mais encore ce serait sans influence sur la physiologie des organismes et l'on ne toucherait pas du tout ainsi au problème de la détermination du sexe.

On pourrait se demander pourquoi il y a chez *Rumex* une telle proportion de femelles, tandis que chez le chanvre les deux sexes se tiennent de très près. Pour *Mercurialis annua*, Heyer (5), avait trouvé pour 100 femelles 106 mâles, proportion que l'on trouve exactement chez l'homme. Strasburger (6), indique, chez *Melandrium album*, pour 100 mâles 128 femelles, expérience faite avec 10662 individus. Chez les chevaux il y a, d'après Duesing (1), sur 100 mâles 102 femelles. Chez les grenouilles, il y a au commencement bien plus de femelles (2), et chez certains papillons le contraire. Toutes ces différentes proportions sont constantes, reposant sur des différences physiologiques héréditaires. Et ces dernières doivent être utiles pour le maintien de l'espèce dans la lutte pour l'existence.

---

(1) Prantl (K.), Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien u. d. Verteilung d. Sexualorgane (*Bot. Ztg.*, 1881, p. 753).

(2) Klebs (G.), Ueber das Verhältnis d. männl. u. weibl Geschlechts in der Natur. Iena, 1894, p. 18).

(3) Giard (A.), Sur l'hermaphroditisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago* (*C. R. Ac. Sc.* Paris, t. CVII, 1888, p. 663).

(4) Johannsen (W.), Elemente der exacten Erblichkeitslehre. Iena, 1909.

(5) Heyer (Fr.), Untersuchungen über das Verhältnis d. Geschlechtes, etc. (*loc. cit.*).

(6) Strasburger (E.), Versuche mit diöcischen Pflanzen, etc. (*loc. cit.*).

Le grand nombre de plantes femelles est certainement utile à l'oseille en vue d'une riche production de semences. *Rumex acetosa* est une plante anémophile, et une seule plante mâle peut produire du pollen pour beaucoup de plantes femelles. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que le sexe mâle soit en nombre plus réduit. Mais, au fond, on pourrait dire la même chose à propos du chanvre ou de la mercuriale, qui pourtant ne montrent, la dernière par exemple, non seulement aucune réduction du nombre des mâles, mais encore une augmentation sur les femelles. Il y a sans doute autre chose à considérer. *Mercurialis annua* et *Cannabis sativa* sont des plantes annuelles, tandis que *Rumex acetosa* est une plante persistante qui se maintient donc par de puissantes racines. Si elle n'a pas perdu, comme certaines plantes bulbeuses, la sexualité, elle est du moins en train de réduire le nombre de ses plantes mâles.

Nous verrons dans le chapitre du dimorphisme que, pour *Rumex acetosa*, les plantes mâles sont bien plus petites que les plantes femelles et leur variabilité est moindre. Dans la lutte pour l'existence elles ont moins de chance de réussir que les femelles plus vigoureuses. Sommes-nous ici en présence d'une forme vouée, sinon à la disparition, au moins à une forte réduction, ou d'une forme nouvelle en train de se développer? Ce problème est naturellement lié à la question : pourquoi et quand la diœcie s'est-elle développée? Nous n'en savons absolument rien. Nous ne savons pas si la diœcie est sortie de l'hermaphroditisme ou si c'est l'inverse qui a eu lieu.

Les uns, aujourd'hui de beaucoup les plus nombreux, acceptent la première hypothèse, les autres la seconde. Tous ont peut-être raison, car il y a possibilité à ce que chez telle plante dioïque les sexes soient séparés dès l'origine, ce que Delpino (1) et Prain (2) admettent par exemple pour *Cannabis*, que chez telle autre la diœcie soit dérivée de l'hermaphroditisme, ce que Macchiati (3) prétend être le cas pour le chanvre. Noll aussi penche vers cette manière de voir à propos de *Cannabis* ; il explique que la diœcie en général s'est produite à la suite d'une inégale répartition de la tendance mâle dans les grains de pollen : une forte prévalence de la tendance mâle donne le sexe mâle, la tendance mâle récessive donne le sexe femelle.

---

(1) Duesing (C.), Die Regulierung d. Geschlechtsverh, etc. (*loc. cit.*).

(2) Griesheim (A.), Ueber die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei *Rana fusca* (*Pflügers Arch.*, 1882, p. 13).

Delpino place *Cannabis* parmi les plantes dioïques chez lesquelles l'unisexualité est inhérente, primitive et nécessaire, et Prain, s'appuyant sur des faits tératologiques, lui donne pleinement raison. Il est très probable que *Rumex* appartient aussi à cette catégorie de plantes dioïques, plutôt qu'à celle où la diœcie est dérivée. Delpino cite la famille des Polygonacées comme un exemple typique où l'évolution conduit des formes dioïques (*Rumex acetosa* et *Rumex acetosella*) à des formes monoïques anémophiles et monoïques entomophiles. La diœcie de *Rumex acetosa* serait donc d'après cet auteur, comme celle du chanvre, inhérente et primitive. N'ayant pas fait moi-même suffisamment de recherches dans cette direction, je laisserai cette question ouverte.

Margarete v. Uexkuell (4), dans une étude sur la phylogénie des formes florales et de la répartition des sexes chez les Composées, se demande pourquoi les espèces dioïques ne montrent pas une plus forte proportion d'individus femelles, proportion si utile pour la plante. Elle ne connaissait que les expériences de Heyer avec *Mercurialis* et ignorait ce que Haberlandt avait déjà dit à propos du chanvre en 1876.

---

(1) Delpino (F.), Sull'opera « La distribuzione dei sessi nelle piante » del prof. F. Hildebrand. Note critiche (*Atti d. soc. ital. di Sc. Nat.*, vol. X, fasc. III. Milano, 1867).

(2) Prain (D.), On the morphology, teratology and diclinism of the flowers of *Cannabis* (*Scientific memoirs by officers of the med., and sanit. dep. of the government of India.* New series, N° 12. Calcutta, 1904).

(3) Macchiati, Sessualita, anatomia del frutto e germinazione del seme della Canapa (*Cannabis sativa*). (*Boll. d. R. Staz. agraria di Modena.* Nuova serie, vol. IX, 1889, p. 4-29, IV Tav.).

(4) V. Uexkuell-Gyllenband (M.), Phylogenie der Blütenformen u. d. Geschlechterverteilung bei den Compositen. *Inauguraldissertation*, Zürich, 1901.

Voilà *Rumex acetosa* qui vient à l'appui de sa conclusion que la prépondérance de la gynomonœcie et gynodiœcie sur l'andromonœcie et l'androdiœcie est utile pour la plante.

Si l'on peut admettre, qu'en général, la prépondérance des formes femelles se montre non seulement chez les Composées mais encore dans beaucoup d'autres familles, les plantes dioïques en particulier ne forment pour la plupart pas d'exception à cette règle.

LE DIMORPHISME SEXUEL CHEZ *CANNABIS SATIVA* et *RUMEX ACETOSA*.

Johannsen (1) distingue, chez les organismes dioïques, des phénotypes qui diffèrent qualitativement (par leur sexe : mâle et femelle), et d'autres qui diffèrent quantitativement par leur longueur, leur poids, etc. Beaucoup de caractères sexuels secondaires sont des phénotypes quantitativement différents. Ils sont en relation étroite avec le phénotype qualitativement différencié, c'est-à-dire avec les caractères sexuels proprement dits. Ils doivent commencer à se développer immédiatement après la différenciation des glandes sexuelles, car on ne peut les expliquer autrement qu'en admettant une diffusion des substances produites par ces glandes dans le soma. Plus les sexes sont chimiquement différents, et partant absolus, plus les substances sécrétées sont différentes et plus la différence entre les caractères sexuels secondaires est accusée, surtout si les conditions de vie des deux sexes ne sont pas pareilles. C'est pour cela que nous rencontrons tant de stades différents dans le polymorphisme sexuel, en particulier chez les animaux. De toutes les différences que l'on trouve entre les deux sexes, soit chez les plantes, soit chez les animaux, soit chez l'homme, très peu ont été mesurées sur un grand nombre de cas.

---

(1) Johannsen (*loc. cit.*) a créé deux termes : le phénotype et le génotype, c'est-à-dire le type réalisé et le type en puissance ; le premier étant le résultat d'un développement du génotype influencé par divers facteurs extérieurs.

Quetelet (1), il y a un demi-siècle déjà, a publié les résultats de ses importants travaux de statistique appliquée à l'homme. Aujourd'hui, c'est principalement Pearson (2) qui a calculé la variabilité comparative chez les hommes et chez les femmes pour la grandeur, le poids du corps, le poids du cerveau, les dimensions du crâne, la force du poignet, etc.

Pour les animaux domestiques Marchi (3) a étudié les faits se rapportant :

1° A la grandeur et au volume du corps, spécialement à la hauteur de l'encolure, à la longueur du torse (de l'épaule à la croupe), à la largeur du thorax et au poids vivant ;

2° Au squelette et spécialement à la boîte cranienne et au bassin, avec les indices relatifs ;

3° A la musculature et aux formations graisseuses ;

4° A la masse du cerveau ;

5° A la peau et aux productions phanérotiques (c'est-à-dire aux caractères sexuels secondaires extérieurs).

Il donne des chiffres d'après ses mesures et d'après celles de Cornevin, mais il n'indique que rarement le nombre des cas observés.

En ce qui concerne le règne végétal, on sait depuis longtemps que les individus mâles, chez les algues, les mousses et les fougères, sont plus petits que les femelles. Ces différences sont aussi très prononcées chez quelques phanérogames dioïques. Le chanvre nous donne un des exemples les plus anciennement connus de dimorphisme sexuel végétal. Une analogie mal comprise avec le règne animal a fait prendre pendant longtemps la plante la plus forte pour la plante mâle (4). N'ayant pas trouvé dans la littérature de chiffres se rapportant à la longueur, au poids, etc., des individus mâles et femelles des plantes dioïques, je me suis efforcé de donner, pour quelques plantes à sexes séparés, des chiffres de mensuration.

---

(1) Quetelet (Ad.), *Anthropométrie.* Bruxelles, 1870.

(2) Pearson (K.), *Vide* l'énumération de ses nombreux travaux chez Davenport (*C. B. Statistical methods*, 1904).

(3) Marchi (Ezio), Geschlechtsdimorphismus bei Tieren u. Haustieren (*Jhrb. f. wissensch. u. prakt.* Tierzucht, 1906, p. 82).

(4) La mésapplication des noms sexuels était générale en Europe il y a trois cents ans comme elle l'est aujourd'hui dans les Indes. Dalechamps (*Hist. Gen. Plant.*, p. 497 [1587]) est l'un des derniers systématiciens qui ont décrit le sexe portant les semences comme *Cannabis* mâle, le sexe avec fleurs « inutiles et vanescentes » étant pour lui *Cannabis* femelle. La même erreur prévaut encore dans les campagnes, le chanvre mâle est connu en Allemagne comme « Fimmel », le chanvre femelle comme « Mäschel » ; en Angleterre le chanvre mâle est ou était nommé « Fimble Hemp », et le chanvre femelle « Carle Hemp ». Tandis que tous les peuples parlant des langues romanes ou germa-

J'ai pris sur chacune de mes parcelles amendées différemment, et dans chaque série, une certaine quantité de mâles et de femelles de chanvre de Hongrie, en ayant soin de ne mesurer que des plantes étant, autant que l'on pouvait voir, au même stade de développement. Elles ont été réparties suivant leur longueur en un grand nombre de classes, dont chacune a une étendue de 10 centimètres. Les plantes les plus courtes étaient longues de 30 à 40 centimètres, et les plus longues de 230 à 240 centimètres.

niques, de même que les Indo-Persans, renversent les sexes, en Russie, le Dr Batalin a informé l'auteur que le peuple, comme les habitants de la Chine et du Japon, appellent les plantes portant graines les femelles, et les autres qui portent les étamines les mâles. (Traduit d'après D. Prain, *loc. cit.*)

Voici le tableau pour les mâles :

		35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235
Fréquences ♂.	1° Sans engrais	3	5	4	6	9	7	7	10	6	6	6	5	3	2	»	1	»	»	»	»	»
	2° P^2O^5	»	3	»	1	1	2	2	6	1	5	5	8	2	3	3	2	1	»	»	»	»
	3° N	1	2	1	9	7	12	6	21	12	4	9	3	2	2	2	2	»	»	1	»	»
	4° K^2O	3	2	2	6	3	8	16	15	13	12	11	10	5	4	8	»	»	1	»	»	»
	5° CaO	»	1	6	5	8	8	6	16	12	16	4	8	3	1	1	»	»	»	»	»	»
	6° $P^2O^5 + K^2O$	5	8	6	9	12	23	16	27	23	19	14	9	6	3	1	»	»	1	»	»	»
	7° N + CaO	1	4	5	2	8	5	4	8	12	11	17	18	13	15	9	3	1	»	1	»	»
	8° Fum. complète	»	1	2	5	5	10	4	9	8	15	18	16	18	25	20	15	17	15	10	8	1
	Σ	13	26	26	43	53	75	61	112	87	88	84	77	52	55	44	23	19	17	12	8	1

Voici le tableau pour les femelles :

		35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235
Fréquences ♀.	1° Sans engrais	10	6	4	11	12	3	7	5	3	3	5	2	»	»	1	»	»	»	»	»	»
	2° P^2O^5	1	2	3	»	5	2	6	8	4	2	5	5	1	1	»	1	»	»	»	»	»
	3 N	6	10	10	17	19	13	13	9	7	3	5	»	»	3	»	»	1	»	»	»	»
	4° K^2O	5	9	6	9	15	11	15	15	4	8	2	5	1	1	»	»	»	»	»	»	»
	5° CaO	8	5	3	9	9	13	11	8	11	7	3	2	2	»	1	»	»	»	»	»	»
	6 $P^2O^5 + K^2O$	14	10	14	18	30	16	21	12	6	2	3	3	4	»	1	»	»	»	»	»	»
	7° N + CaO	5	2	9	10	13	15	16	9	10	9	11	2	9	3	2	3	»	»	1	»	»
	8° Fum. complète	8	10	8	12	16	15	12	18	23	25	28	15	18	9	6	9	4	1	1	1	»
	Σ	57	54	57	86	119	88	101	84	68	59	62	34	35	17	11	13	5	1	2	1	»

Si on calcule pour chaque parcelle et le total la moyenne d'après la formule $M = D + d = D + \frac{\Sigma fx}{n}$, la déviation étalon d'après la formule $\sigma = \sqrt{\Sigma \frac{fx^2}{n} - d^2}$, formules dont il a été question plus haut, le coefficient de la variation $\upsilon = \frac{100.\,\sigma}{M}$, l'erreur moyenne d'après la formule $E = \sigma : \sqrt{N}$; on obtient pour les mâles et pour les femelles les chiffres suivants :

	n	M en cm.	σ en cm.	υ en cm.	E en cm.	M ± 3E en cm.
1° Sans engrais	80	98,5	35,00	35,53	3,91	86,77 — 110.23
2° P^2O^5	45	127,4	37,27	29,25	5,56	110,72 — 144,08
3° N	96	106,14	32,78	30,88	3,34	96,12 — 116,16
4° K^2O	119	114,83	34,37	29,93	3,15	105,38 — 124,28
5° CaO	95	106,47	28,54	26,8	2,92	97,71 — 115,23
6° $P^2O^5 + K^2O$	182	102,64	31.52	30,71	2,33	95,65 — 109,63
7° N + CaO	137	128,14	37.33	29,13	3,19	118,57 — 137,71
8° Fum. compl.	222	154,7	42,22	27,3	2,83	146,21 — 163,19
Σ ♂	976	121,06	41.24	34,0	1,32	117,0 — 125,0
1° Sans engrais	72	80,00	33,33	41,66	3,93	68,21 — 91,79
2° P^2O^5	46	105,65	33,52	31,72	4,94	90,83 — 120,47
3° N	116	82,5	30,48	36,94	2,83	74,01 — 90,99
4° K^2O	106	88,00	29,87	33,94	2,9	79,3 — 96,7
5° CaO	92	89,57	31,5	35,17	3,28	79,72 — 99,42
6° $P^2O^5 + K^2O$	154	80,00	29.21	36,51	2,35	72,94 — 87,06
7° N + CaO	129	102,21	37,41	36,6	3,3	92,31 — 112,11
8° Fum. compl.	239	115,46	41,14	35,63	2,66	107,48 — 123,44
Σ ♀	954	95,2	37,35	39,23	1,21	91,57 — 98,83

Existe-t-il une réelle différence dans la longueur des plantes provenant des diverses parcelles ? Prenons le plus grand écart entre les moyennes : c'est pour les mâles $98^{cm},5$ dans la parcelle sans engrais et $154^{cm},7$ dans la parcelle avec fumure complète $= 56^{cm},2$.

$$E\ diff. = \pm \sqrt{E_1^2 + E_2^2} = \pm \sqrt{3,91^2 + 2,83^2} = \pm\ 4,82$$

La différence est plus de 10 fois plus grande que l'erreur moyenne, elle est donc réelle ; elle est causée par les conditions nutritives beaucoup plus favorables.

Pour favoriser le développement en longueur du chanvre nous avons encore l'acide phosphorique (donné seul), et l'azote et la chaux (donnés ensemble) qui réalisent un milieu sensiblement plus propice que l'absence d'engrais. Pour les femelles le cas est le même. La plus grande différence se trouve aussi entre les parcelles 1 et 8 = $35^{cm},46$.

$$E \text{ diff.} = \pm \sqrt{3,93^2 \times 2,66^2} = \pm 4,74.$$

Cette différence est réelle aussi. La potasse semble favoriser un peu davantage la longueur des mâles, mais autrement les différents sels minéraux employés paraissent influencer les deux sexes d'une manière analogue. Ce n'est nullement le sexe femelle, comme Duesing voudrait nous le faire croire, qui réagit le plus à un changement dans les conditions de vie, au moins en ce qui concerne la longueur.

C'est la parcelle sans engrais qui présente pour les deux sexes la plus grande variabilité, puisque le coefficient de variation est le plus grand ; ensuite vient la parcelle 3 avec azote. La parcelle 2 avec acide phosphorique montre le plus petit coefficient de variation. Ces différences de variabilité reposent sans doute sur la nutrition différente. Si, à l'exemple de Pearson, nous comparons les coefficients de variation des mâles avec ceux des femelles, nous constatons que la variabilité des femelles est partout passablement plus grande. Le plus petit coefficient de variation des femelles (parcelle 2) est encore plus grand que le plus grand des mâles (parcelle 1 exceptée).

Les erreurs moyennes sont partout assez élevées, car le nombre des cas mesurés n'est pas très grand.

Quelle est la différence entre la longueur moyenne des deux sexes ? Elle est de $25^{cm},86$; $E \text{ diff.} = \pm \sqrt{1,32^2 + 1.21^2} = \pm 1,8$.

La différence est plus de 10 fois plus grande que l'erreur moyenne, elle est réelle, mais cette fois *elle est causée par la différence de sexe, et chose intéressante, les mâles sont plus hauts que les femelles chez le chanvre.*

Si on construit avec les chiffres obtenus par mes mensurations de longueur un polygone de variation ou courbe empirique, en reportant sur l'abscisse (axe des X) les valeurs successives des doubles classes (écart 20 centimètres), et sur l'ordonnée (axe des Y) le nombre des cas observés pour chaque double classe, on obtient, après avoir relié le milieu des rectangles par un trait, une courbe légèrement asymétrique. Le sommet de la courbe des femelles se trouve sensiblement à gauche du sommet de celle des mâles (fig. 1).

D'après Davenport (1) les courbes multimodales fausses sont le résultat de trop peu d'observations ou de classes trop peu nombreuses pour le nombre des variantes. Plus de variantes et des classes ayant une plus grande amplitude font disparaître bien des faux sommets. C'est pour cela que j'ai opéré avec des doubles classes.

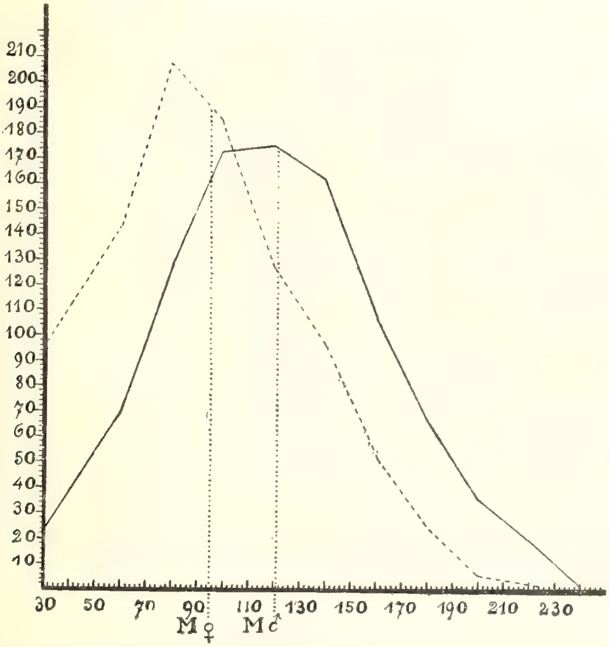


Fig. 1. — Courbe empirique montrant la répartition en doubles classes des longueurs chez les femelles (------) et les mâles (———) du chanvre de Hongrie. M ♀ = moyenne des femelles; M ♂ = moyenne des mâles.

Si l'on veut répartir les chiffres obtenus sur le schéma de la courbe de variation idéale (2) ou courbe binominale théorique, qui embrasse un champ (aréal) de 10 000 individus, il faut premièrement calculer la répartition pour 10 000. En divisant l'écart d'une classe de la moyenne (M) par la déviation étalon (σ), on obtient la valeur étalon des écarts que l'on marque sur l'abscisse par des points. Sur ces points on érige des lignes verticales qui formeront les côtés des rectangles dont l'aréal correspond au nombre d'individus calculés pour 10 000 dans chaque classe. La hauteur de chaque rectangle est indiquée par le chiffre que l'on obtient en divisant le nombre d'individus pour 10 000 dans chaque classe par la valeur étalon de l'écart des classes entre elles multiplié par 10, ou plutôt par 20, puisque nous avons opéré avec des classes doubles. On obtient ainsi des courbes correspondant plus ou moins à la courbe idéale, comme l'indique la figure 2.

---

(1) Davenport (C.-B.), *Statistical methods*. London, 1904, p. 39.

(2) Le schéma d'après Johannsen m'a été fourni par la maison G. Fischer, à Iena.

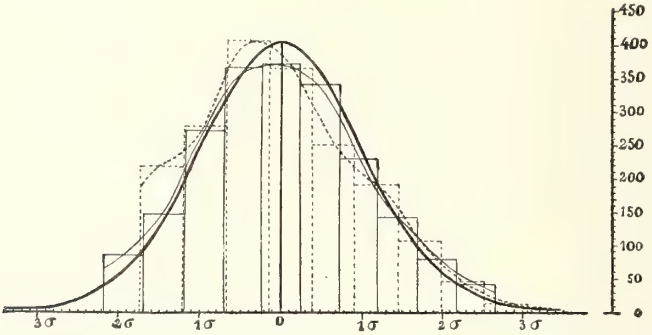


Fig. 2. — Comparaison graphique des variations de longueur observées chez le chanvre femelle (------) et mâle (———) de Hongrie, avec la courbe binominale « idéale » (Johannsen, *Elemente der Erblichkeitslehre*). — Les chiffres de la base indiquent la position de la moyenne M (O), de la déviation étalon ± σ (I) ainsi que ± 2 σ (2) et ± 3 σ (3).

Nous voyons que, soit la courbe des mâles, soit celle des femelles, est légèrement asymétrique. On peut calculer le coefficient d'asymétrie d'après la formule :

$$S = \left(\frac{\Sigma fx^3}{n} - 3d\frac{\Sigma fx^2}{n} + 2d^3\right) : \sigma^3.$$

(Les lettres ont la même signification qu'auparavant.)

Pour les mâles S est = + 0,205 et pour les femelles S = + 0,484.

Johannsen appelle « petites » des asymétries dont le coefficient est au-dessous de 0,25 et « importantes » celles au-dessus de 0,5. Nous trouvons donc pour les femelles une asymétrie positive sensiblement plus grande que celle des mâles, qui est également positive.

La vraie asymétrie peut, d'après Johannsen, être causée par des circonstances extrêmement différentes. En ce qui concerne mes expériences, nous y voyons comme cause possible d'asymétrie en premier lieu des conditions de vie différentes (fumures diverses) et peut-être un matériel qui n'était pas uniforme au point de vue génotypique, c'est-à-dire constitué par une population ou groupe de types différents. On pourrait être tenté d'expliquer l'asymétrie, comme Quetelet l'a fait, en admettant que les influences extérieures qui causent les déviations de la moyenne agissent plus fortement dans une direction que dans l'autre. Mais Kapteyn dit que c'est seulement pour les puissances peu élevées qu'une inégalité des a et b donne une asymétrie dans la répartition des chiffres. Pour les puissances élevées, par exemple $(a + b)^{20}$ et plus, l'asymétrie est sans importance (V. Johannsen, p. 175). En biologie, il ne peut s'agir que de puissances élevées comme expression des innombrables influences qui agissent en sens opposé pendant le développement des individus; voilà pourquoi nous ne pouvons rendre responsable de l'asymétrie une influence prépondérante dans une direction.

Si maintenant on fait la répartition des différentes longueurs en choisissant dans les huit parcelles soit les plantes issues de graines non triées, soit celles issues de graines à nervures, soit enfin celles issues de fruits sans nervures, on obtient pour les mâles et les femelles les fréquences suivantes :

		35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235
Fréquences ♂	Plantes issues de graines non triées	6	6	6	15	18	27	19	35	18	28	18	17	10	10	19	8	6	8	5	4	1
	Plantes issues de graines à nervures	5	12	9	19	28	27	30	54	56	48	51	54	34	35	20	12	12	8	7	4	»
	Plantes issues de graines sans nervures	2	6	11	9	6	21	12	23	13	13	15	6	8	10	5	3	1	1	»	»	»
Fréquences ♀	Plantes issues de graines non triées	20	15	20	29	42	26	27	14	15	13	11	9	8	10	5	6	4	1	1	»	»
	Plantes issues de graines à nervures	25	23	18	36	60	42	61	58	48	41	39	20	22	5	5	7	1	1	1	»	»
	Plantes issues de graines sans nervures	12	18	19	21	17	20	13	12	5	5	12	5	5	2	1	»	»	»	»	»	»

En calculant la moyenne, la déviation étalon, le coefficient de variation, l'erreur moyenne, on obtient :

	PLANTES ISSUES DE :	n	M EN CM.	σ EN CM.	υ	E EN CM.	M ± 3E EN CM.
♂	1° Fruits non triés	284	121,13	44,81	37,00	2,64	113,21 — 129,05
	2° — avec nervures	525	125,07	39,28	31,41	1,71	119,94 — 130,2
	3° — sans —	165	107,43	37,53	34,3	2,9	100,72 — 118,13
♀	1° Fruits non triés	276	94,1	41,3	43,89	2.5	86,6 — 101,6
	2° — avec nervures	513	99,46	35,04	35,23	1,55	94,81 — 104,11
	3° — sans —	167	83,45	34,4	41,22	2,65	75,5 — 91,4

Y a-t-il une différence entre la longueur des plantes issues de graines avec nervures, et de celles issues de graines lisses et sans nervures bien visibles ? Pour les mâles la différence est $= 15^{cm},64$. E diff. $= \pm\sqrt{1,71^2 + 2,92^2} = \pm 3,36$. La différence, étant cinq fois plus grande que l'erreur moyenne, peut être considérée comme réelle. Pour les femelles, la différence est $= 16^{cm},01$; E diff. $= \pm\sqrt{1,55^2 + 2,65^2} = \pm 3,07$; la différence est réelle comme celle pour les mâles. *Les graines avec nervures donnent donc des plantes plus longues.* Est-ce parce qu'elles sont plus vigoureuses ou parce qu'elles proviennent d'une variété génotype qui devient plus longue que celles issues de graines sans nervures ? La première hypothèse est la plus probable, puisque le pouvoir germinatif des graines avec nervures est aussi plus grand que celui des graines sans nervures.

La variabilité de la série 1 est plus grande que celle des deux autres séries, et cela se comprend aisément, puisque les fruits n'en ont pas été triés. La déviation étalon indique très clairement le triage.

Le même travail a été fait pour le chanvre de Brisgau.

Voici les résultats pour les mâles et pour les femelles :

		35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235	245	255	265
Fréquences ♂	1° Sans engrais..	2	8	6	6	15	8	15	13	7	3	»	2	»	2	1	1	»	»	»	»	»	»	»	»
	2° P^2O^5..........	1	4	5	10	6	6	8	9	6	8	5	1	»	1	»	1	»	»	»	»	»	»	»	»
	3° N............	»	3	6	4	10	7	19	21	16	19	7	4	3	2	»	»	»	»	»	»	»	»	«	»
	4° K^2O..........	»	4	»	»	5	4	6	8	5	7	12	7	7	1	2	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	5° CaO..........	1	5	5	9	7	14	17	23	21	16	12	6	4	1	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	6° $P^2O^5 + K^2O$...	4	4	6	7	7	12	12	14	10	14	9	13	7	5	1	2	1	»	»	»	»	»	»	»
	7° N + CaO.....	2	3	3	4	2	8	10	10	12	16	25	17	8	10	14	1	1	1	»	»	»	»	»	»
	8° Fum. compl...	»	2	»	7	8	6	4	14	15	12	18	24	20	12	14	14	13	9	5	5	3	»	1	1
	Σ.............	10	33	31	47	60	65	91	112	92	95	88	74	49	34	32	19	15	10	5	5	3	»	1	1
Fréquences ♀	1° Sans engrais..	9	11	10	27	16	16	6	3	2	4	1	2	1	»	3	»	1	»	»	»	»	»	»	»
	2° P^2O^5..........	7	4	3	4	17	10	12	7	2	4	2	2	»	1	»	1	1	»	»	»	»	»	»	»
	3° N............	8	4	10	16	18	28	32	10	9	9	3	1	4	»	1	»	2	»	»	»	»	»	»	»
	4° K^2O..........	5	1	6	5	8	9	10	7	6	8	3	1	4	4	4	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	5° CaO..........	11	11	11	12	12	15	12	23	19	13	8	4	2	1	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	6° $P^2O^5 + K^2O$...	9	14	16	15	19	17	15	10	9	5	5	4	4	3	1	»	3	2	»	»	»	»	»	»
	7° N + CaO.....	3	5	8	3	11	6	11	15	11	9	17	15	12	13	10	3	1	2	»	»	»	»	»	»
	8° Fum. compl..	»	12	11	14	12	8	18	11	17	19	18	10	20	14	11	11	19	6	9	2	2	1	»	1
	Σ.............	52	62	75	96	113	109	116	86	75	71	57	39	47	36	30	15	27	10	9	2	2	1	»	1

D'après ces chiffres on a calculé la moyenne (M), la déviation étalon (σ), le coefficient de variation (υ), l'erreur moyenne (E) :

	n	M en cm.	σ en cm.	υ en cm.	E en cm.	M ± 3E en cm.
1° Sans engrais	89	88,82	30,3	34,11	3,21	79,19 — 98,45
2° P^2O^5	71	93,874	30,83	32,84	3,66	82,89 — 104,85
3° N	121	104,256	26,1	25,03	2,37	97,15 — 111,37
4° K^2O	68	117,5	31.31	26,65	3,8	106,1 — 128,9
5° CaO	141	103,23	27,34	26,48	2,303	96,32 — 110,14
6° $P^2O^5 + K^2O$	128	108,672	36,182	33,3	3,2	99,07 — 118,27
7° N + CaO	147	126,56	34,85	27,54	2,875	117,93 — 135,19
8° Fum. compl.	207	147,65	43,44	29,42	3,02	138,6 — 156,71
Σ ♂	972	116,06	40,19	34,63	1,28	112,0 — 120,0
1° Sans engrais	112	76,7	32,0	41,74	3,02	67,64 — 85,76
2° P^2O^5	77	88,12	32,64	37,04	3,72	76,96 — 99,28
3° N	155	88,8	29,4	33.12	2,36	81,72 — 95,88
4° K^2O	81	100,55	37,42	37,21	4,16	88,0 — 113,0
5° CaO	154	89,61	31,604	35,27	2,54	82,0 — 97,23
6° $P^2O^5 + K^2O$	151	88,38	38,68	43,76	3,15	78,93 — 97,83
7° N + CaO	155	120,6	40,17	33,31	3,22	111,0 — 130,26
8° Fum. compl.	246	138,37	50,65	36,06	3,23	128,68 — 148,06
Σ ♀	1.131	102,0	43,53	42,63	1,29	98,0 — 106,0

Quelles sont ici les différences de longueur entre les plantes des différentes parcelles ? Nous constatons la plus grande différence entre les parcelles 1 et 8. Pour les mâles, cette différence est de $58^{cm},83$. E diff. $= \pm\sqrt{3,21^2 + 3,02^2} = \pm 4,4$. La différence est réelle puisqu'elle est plus de 10 fois plus grande que l'erreur moyenne. Pour les femelles, la différence est de $61^{cm},67$. E diff. $= \pm 4,42$. Si, pour le chanvre de Hongrie, la différence n'était que huit fois plus grande que l'erreur moyenne, ici, par contre, elle est 14 fois plus considérable.

Outre l'azote et la chaux donnés ensemble, c'est la potasse qui favorise encore le développement des plantes en longueur (nous avons fait cette remarque aussi pour le chanvre de Hongrie) ; elle favorise surtout les plantes mâles. Les résultats sont tout à fait analogues à ceux donnés par le chanvre de Hongrie ; c'est du reste compréhensible, puisqu'il s'agit d'une seule et même espèce quoique de provenance différente.

Quelle est la différence entre la longueur moyenne des deux sexes chez le chanvre de Brisgau ? Elle est de $14^{cm},06$, donc passablement plus petite que celle trouvée pour le chanvre de Hongrie. E diff. $= \pm\sqrt{1,28^2 + 1,29^2} = \pm 1,81$. La différence est 8 fois plus grande que l'erreur moyenne, par conséquent réelle ; *le sexe mâle se distingue donc par un port plus élancé.* On a souvent prétendu que c'est le cas chez certains arbres dioïques, par exemple le *Ginkgo biloba*, l'*Ailanthus glandulosa*, etc. Goebel (1) doute que ces assertions reposent sur quelque chose de fondé. S'il est vrai que les mesures n'ont pas été faites de manière à convaincre tout le monde, l'observation citée plus haut n'en a pas moins une certaine justesse. Heyer (2) avait déjà remarqué que les mâles, chez le chanvre, étaient plus élancés que les femelles, et mes mesures donnent pleinement raison à ce savant. J'ai constaté que l'on peut reconnaître les mâles déjà avant la floraison à leur plus grande hauteur. Ceci repose sur des observations faites en passant et non sur des mensurations. On arriverait peut-être aux mêmes résultats avec d'autres espèces dioïques, si quelqu'un voulait se donner la peine de mesurer.

---

(1) Goebel (K.), Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen (*Biolog. Centralbl.*, Bd. XXX, Nr. 20, 21, 22).

(2) Heyer (Fr.), Untersuch. ü. d. Verhältnis d. Geschlechtes, etc. (*loc. cit.*).

La classification des plantes d'après le triage des graines suivant la méthode décrite précédemment, donne pour les mâles et pour les femelles ce qui suit :

		35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235	245
Fréquences ♂	1° Plantes issues de graines non triées..........	2	8	13	17	17	14	14	15	10	22	18	17	13	6	10	5	6	7	3	4	3	1
	2° Plantes issues de graines à nervures.........	»	5	6	1	16	18	22	28	37	27	27	24	17	17	12	6	6	1	2	1	»	»
	3° Plantes issues de graines sans nervures......	3	5	2	13	7	8	25	32	22	19	18	14	12	7	7	4	3	2	»	»	»	»
Fréquences ♀	1° Plantes issues de graines non triées..........	13	10	13	17	21	21	21	15	19	16	14	8	19	14	8	8	9	5	5	2	1	1
	2° Plantes issues de graines à nervures.........	11	16	24	26	29	36	41	30	22	20	17	10	17	9	9	1	11	1	2	1	»	»
	3° Plantes issues de graines sans nervures......	6	14	14	17	28	24	25	26	14	8	12	14	3	5	6	4	4	1	1	»	»	»

En calculant la moyenne, la déviation étalon, le coefficient de variation, l'erreur moyenne, on obtient :

	PLANTES ISSUES DE :	N.	M EN CM.	σ.	v.	E EN CM.	M ± 3 E EN CM.
♂.	1° Fruits non triés.......	226	121,46	49,46	40,72	3,3	111,56 — 131,36
	2° — avec nervures..	273	123,87	35,11	28,34	2,12	117,51 — 130,23
	3° — sans nervures..	203	116,08	34,75	29,94	2,44	108,76 — 123,4
♀.	1° Fruits non triés.......	260	114,66	49,43	43,11	3,06	105,48 — 123,84
	2° — avec nervures..	334	102,67	41,577	40,49	2,27	95,86 — 109,48
	3° — sans nervures..	226	99,47	39,1	39,31	2,6	91,67 — 107,27

Pour les mâles, la différence entre les plantes issues de semences avec nervures, et celles provenant de fruits sans nervures est de $7^{cm},79$. E diff. $= \pm\sqrt{2,44^2 + 2,12^2} = \pm 3,23$; ici la différence n'est pas sûre. Pour les femelles elle n'est que de $3^{cm},2$, c'est-à-dire tout à fait inutilisable; par contre, entre les séries 1 et 3, elle est pour les femelles, 15^{cm}, 19. E diff. $= \pm \sqrt{3,06^2 + 2,6^2} = \pm 3,06$; ici la différence est réelle.

Pourquoi les plantes issues de graines avec nervures manifestent-elles à peine une plus grande longueur que celles dérivant des fruits lisses et sans nervures bien visibles, tandis que pour le chanvre de Hongrie nous avons trouvé une réelle différence? Le triage n'a probablement pas été fait avec tout le soin désirable, et pourtant la force vitale des graines avec nervures est ici également plus considérable, puisque sur le même nombre de graines ensemencées il en a réussi davantage que dans les autres séries. Ce n'est pourtant pas le fait que les plantes ont poussé plus serré qui les a empêchées de s'allonger dans la série 2, car le nombre des plantes observées chez le chanvre de Hongrie est beaucoup plus grand pour la série 2 que pour la série 3; néanmoins celles de la série 2 étaient plus longues.

Ici comme précédemment, la déviation étalon et le coefficient de variation sont plus grands là où les semences n'ont pas été triées. Le mélange des graines représente donc de nombreuses variations que l'on pourrait au besoin sélectionner, et par conséquent les champs de chanvre sont d'ordinaire constitués par des populations de différents « génotypes ».

Comme fumure, c'est l'amendement complet qui a le plus favorisé la hauteur des plantes. Ce résultat était attendu, car le sol du champ d'expérience est pauvre. Pour le chanvre, l'azote ajouté à la chaux paraissait manquer le plus, puisque cet amendement après la fumure complète a donné le résultat le meilleur. Nous trouverons en *Rumex acetosa* une plante qui a d'autres besoins, comme nous verrons plus loin.

Ayant constaté une certaine relation entre le coefficient de l'asymétrie, la moyenne et le coefficient de variation, j'ai additionné les plantes mâles comme les plantes femelles des parcelles 1 des deux expériences 1909 et 1910, ainsi que celles des parcelles 8.

Voici les chiffres qui nous importent :

PARCELLES.	35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	225	235	245	255	265
1° ♂	5	13	10	12	24	15	22	23	13	9	6	7	3	4	1	2	»	»	»	»	»	»	»	»
1° ♀	«	3	2	12	13	16	8	23	23	27	36	40	38	37	34	29	30	24	15	13	4	»	1	1
8° ♂	19	17	14	38	28	19	13	8	5	7	6	4	1	»	4	»	1	»	»	»	»	»	»	»
8° ♀	8	22	19	26	28	23	30	29	40	44	46	25	38	23	1	20	23	7	10	3	2	1	»	1

D'après les chiffres ci-dessus on calcule :

	n.	M EN CM.	σ.	v.	S.	EXCÈS.
1° ♂	169	93,4	32,966	35,2955	+ 0,433	— 0,6866
1° ♀	184	77,989	32,575	41,7687	+ 1,0787	+ 1,15
8° ♂	429	151,29	42,9616	28,3968	— 0,2087	— 0,481
8° ♀	485	123,66	46,918	37,941	— 0.8017	— 0,597

L'excès est une précision mathématique qui traduit en chiffres de combien la répartition des variantes observées est au delà ou au-dessous de la répartition binominale idéale ; il se calcule d'après la formule :

$$\text{Excès} = \left[\left(\frac{\Sigma fx^4}{n} - \frac{4\,d\Sigma fx^3}{n} + \frac{6d^2\Sigma fx^2}{n} - 3\,d^4\right) : \sigma^4\right] - 3 \text{ (Johannsen).}$$

La détermination de l'excès est donc simplement la suite de celle de l'asymétrie, puisque, au lieu d'opérer avec la troisième puissance, on opère ici avec la quatrième.

Si l'on compare les coefficients de l'asymétrie des plantes provenant des parcelles 1 (sans engrais) et ceux des plantes ayant crû dans les parcelles 8 (fum. compl.), on a la preuve que l'asymétrie dans la longueur peut être modifiée par la nutrition. L'indice du coefficient de l'asymétrie devient négatif quand il y a une nutrition riche et positif quand celle-ci est moins avantageuse.

Nous pouvons dire que là où la nutrition a été la moins bonne l'excès est devenu aussi positif. Ceci est vrai pour les plantes femelles des parcelles sans engrais où l'excès de + 1,15 peut être considéré comme grand, puisque Johannsen appelle une courbe *faiblement excessive* ou *hyperbinominale* si l'excès en est au-dessous de + 0,4. Mais ce n'est plus vrai pour les plantes des autres parcelles, où nous avons trouvé des coefficients d'excès négatifs assez considérables.

Si les courbes calculées et reportées sur le schéma de la courbe idéale (fig. 3 et 4) montrent l'asymétrie assez clairement, il en est autrement pour les excès dont les représentations graphiques ne correspondent pas aux calculs ; mais nous devons nous rendre à l'évidence que la caractéristique d'une courbe excessive positive n'est pas seulement un trop grand nombre de variantes au milieu, mais encore aux extrémités des ailes, et des variantes trop peu nombreuses sur les flancs des deux côtés. Voilà pourquoi il se trouve là où il y a répartition avec excès positif, plus de variantes en dehors des limites $\pm 3 \times \sigma$.

Dans mes courbes, par contre, ces caractères réalisant une courbe excessive positive se rencontrent seulement dans la courbe de la répartition des plantes femelles cultivées sans engrais, et cela du seul côté droit.

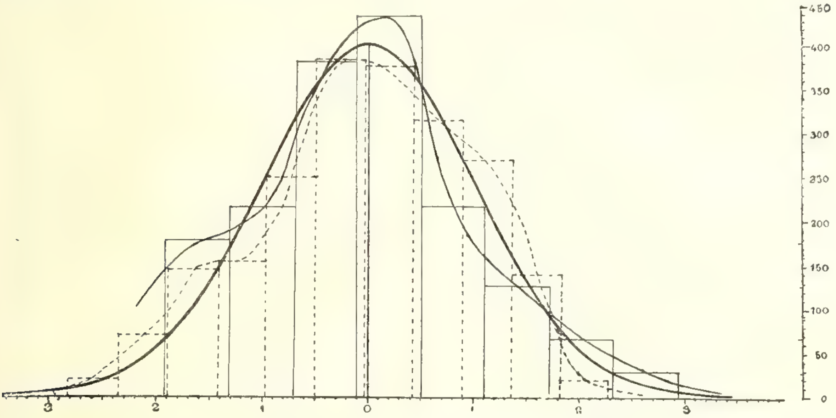


Fig. 3. — Comparaison graphique des variations de longueur observées chez le chanvre mâle (Hongrie et Brisgau réunis), soit des parcelles sans engrais (————), soit des parcelles avec fumure complète (– – – – –), avec la courbe binominale « idéale » (Johannsen, *Elemente der Erblichkeitslehre*). — Pour l'explication des chiffres de la base, voir figure 2.

Les courbes avec excès négatif ne se caractérisent pas non plus par le seul fait qu'elles ont des variantes trop peu nombreuses au milieu, mais encore parce que leurs flancs présentent un renflement et s'infléchissent trop brusquement vers

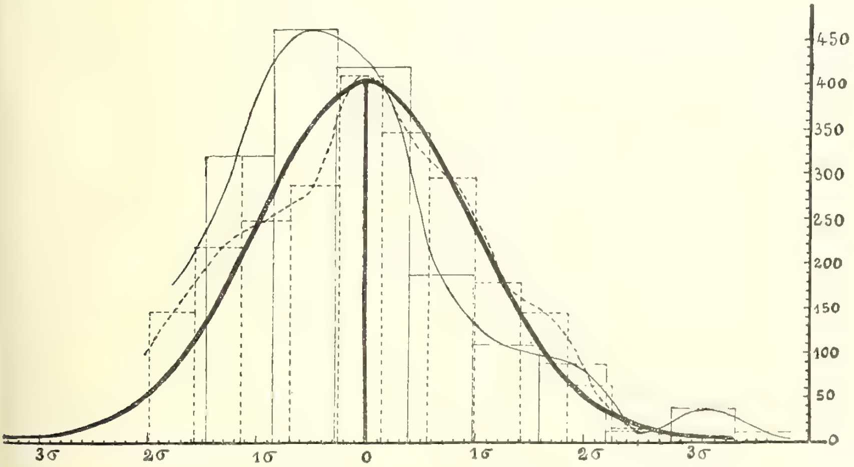


Fig. 4. — Comparaison graphique des variations de longueur observées chez le chanvre femelle (Hongrie et Brisgau réunis), soit des parcelles sans engrais (————), soit des parcelles avec fumure complète (– – – – –), avec la courbe binominale « idéale ». — Pour l'explication des chiffres de la base, voir figure 2.

la base. L'un ou l'autre de ces caractères se trouve réalisé dans mes autres courbes, voilà pourquoi l'indice du coefficient de l'excès calculé est négatif.

Certains caractères de plantes, comme la longueur, le poids, etc., qui dépendent dans une large mesure des conditions extérieures, montrent, à ce qu'il paraît, assez fréquemment dans la répartition de leurs variantes, soit de l'asymétrie, soit de l'excès.

Ayant opéré avec la longueur des plantes, le résultat que j'ai obtenu pour les plantes des parcelles sans engrais et celles des parcelles avec fumure complète est donc compréhensible et moins intéressant que celui de Vogler (1), qui a trouvé pour la fréquence des fleurs ligulées de *Chrysanthemum parthenium* L. Bernh. des moyennes très différentes suivant la provenance des plantes. D'une forte plante d'un sol non amendé, il a compté les fleurs ligulées de tous les capitules et des chiffres obtenus il a calculé entre autres aussi le coefficient de l'asymétrie = + 0, 733. Les mêmes opérations faites avec deux plantes d'une terre amendée lui ont donné un coefficient de l'asymétrie de — 0,488, et il conclut que l'indice du coefficient de l'asymétrie dépend de la nutrition.

---

(1) Vogler (P.), Neue variationsstatistische Untersuchungen an Compositen (*Jhrb. d. St. Gallischen naturw. Gesellsch.*, 1910, 32 pp.).

Si l'on additionne les mâles du chanvre de Hongrie et les mâles de celui de Brisgau, ainsi que les femelles, on obtient :

	35	**45**	**55**	**65**	**75**	**85**	**95**	**105**	**115**	**125**	**135**	**145**	**155**	**165**	**175**	**185**	**195**	**205**	**215**	**225**	**235**	**245**	**255**	**265**
Σ ♂ 1948..........	23	59	57	90	113	140	152	224	179	183	172	151	101	89	76	42	34	27	17	13	4	»	1	1
Σ ♀ 2085............	109	116	132	182	232	197	217	170	143	130	119	73	82	53	41	28	32	11	11	3	2	1	»	1
Σ...........	132	175	189	272	345	337	369	394	322	313	291	224	183	142	117	70	66	38	28	16	6	1	1	2

D'après ces chiffres on peut calculer, comme nous l'avons fait ordinairement, la moyenne, la déviation étalon, le coefficient de variation et l'erreur moyenne.

Voici les chiffres :

	n.	M EN CM.	σ.	v.	E EN CM.	M ± 3 E EN CM.
Hongrie et Brisgau ♂.........	1 948	118,57	40,41	34,08	± 0,91	115,84 — 121,3
Hongrie et Brisgau ♀.........	2 085	99	40,77	41,18	± 0,89	96,33 — 101,67
Σ..............	4 033	108,44	41,85	38,59	± 0,66	106,46 — 110,42

La différence entre les mâles et les femelles est de $19^{cm},57$. E diff. $= \pm\sqrt{0,89^2 + 0,91^2} = \pm 1,27$. La différence est quinze fois plus grande que l'erreur moyenne, par conséquent réelle. En mettant le chiffre de 100 pour la longueur des femelles, la longueur des mâles sera d'à peu près 120 (1).

Nous pouvons donc dire comme conclusion que les mâles, mesurés à la même époque que les femelles — pendant la floraison — offrent une longueur plus considérable. En sera-t-il de même longtemps après la floraison?

Quelques mensurations faites en automne 1911, sur des plantes issues de semences récoltées en 1910, m'ont permis de répondre à cette dernière question. Les plantes mâles étaient complètement passées et jaunies et les femelles portaient des fruits. Voici les chiffres :

	35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205
Σ ♂ 1911	24	42	66	93	142	194	278	282	288	280	175	112	52	37	19	10	2	2
Σ ♀ 1911	64	103	149	203	273	292	332	256	234	159	128	76	38	28	14	3	3	»

D'après ces chiffres on peut établir :

	n.	M.	σ.	υ.	E.	S.	EXCÈS.
♂ 1911.......	2.098	106,43	28,844	27,101	0,6297	— 0,013	—0,0536
♀ 1911.......	2.355	93,913	30,00	31,944	0,6182	+ 0,267	—0,2056

La différence entre la longueur moyenne des deux sexes est de $12^{cm},517$, E diff. $= \pm\sqrt{0,6297^2 + 0,6182^2} = \pm 0,88$.

La différence est quatorze fois plus grande que l'erreur moyenne, par conséquent réelle; mais elle n'est plus si grande qu'au moment de la floraison, ce qui prouve que les plantes femelles n'ont pas atteint le maximum de leur croissance au moment du complet épanouissement floral des mâles. Toutefois la différence entre la longueur des deux sexes reste réelle. Si l'on suppose la longueur des femelles égale à 100, celle des mâles sera environ de 113.

---

(1) D'après Pearson, la longueur des femmes comparée à celle des hommes serait dans un rapport de 100 à 108,07

La moyenne des deux sexes est restée au-dessous de celle de l'année précédente. Cela peut être dû à l'action du temps chaud et sec; il faut noter que les semences provenaient de quelques exemplaires seulement et non plus d'un grand nombre de plantes; il est possible que ce fait trouve ainsi son expression dans les descendants. Puisque le coefficient de variabilité est pour les deux sexes passablement plus petit, on pourrait admettre non sans raison que le choix de peu de plantes mères a réduit la variabilité dans la longueur des plantes descendantes.

En 1911, de même qu'en 1910 la variabilité des femelles est plus considérable que celle des mâles :

La plus grande exigence des femelles vis-à-vis de la nourriture trouve son expression, comme en 1910, dans le coefficient de l'asymétrie, qui est pour les femelles positif, tandis que pour les mâles il est négatif quoique très petit.

Pour le poids des deux sexes chez le chanvre je n'ai malheureusement pas fait de pesées assez nombreuses. Je veux néanmoins indiquer les quelques chiffres obtenus. Les plantes fraîches ont été réparties suivant leur poids en douze classes dont chacune a une amplitude de 10 grammes.

	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95	105	115
Plantes ♂..........	9	49	39	21	20	12	6	6	4	»	»	»
— ♀..........	5	29	31	15	32	11	10	9	8	4	2	2

D'après ces chiffres on calcule :

	n	M EN GR.	σ	υ	E
Plantes ♂.........	166	31,5	19,23	61,04	1,49
— ♀.........	158	42	25,1	59,76	2,0

La différence entre les moyennes de poids des mâles et des femelles est de 10gr,5. E diff. $= \pm \sqrt{1,49^2 + 2^2} = \pm 2,49$.

Les femelles présentent donc un plus grand poids bien que leur longueur soit moindre ; cela indique qu'elles sont plus trapues et plus feuillues. Elles ont en outre une plus grande variabilité dans le poids, comme elles ont une plus grande variabilité dans la longueur.

Pour *Rumex acetosa* nous avons les classes et fréquences suivantes :

		55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165
Fréquences ♂	1° Sans engrais..	4	8	23	33	29	16	8	1	»	»	»	»
	2° P^2O^5..........	4	14	27	42	20	11	5	1	»	»	»	»
	3° N.............	2	8	22	53	45	33	9	1	1	»	»	»
	4° K^2O...........	1	2	13	29	41	38	12	2	»	»	»	»
	5° CaO	2	6	17	32	48	30	11	4	»	»	»	»
	6° $P^2O^5 + K^2O$...	3	10	24	42	52	20	8	1	»	»	»	»
	7° N + CaO......	6	19	28	29	29	17	3	»	»	»	»	»
	8° Fum. compl...	1	5	14	47	52	43	13	2	»	»	»	»
	Σ.	23	72	168	307	316	208	69	12	1	»	»	»
Fréquences ♀	1° Sans engrais ..	3	21	34	40	42	38	48	36	32	10	4	»
	2° P^2O^5..........	2	14	22	41	42	49	36	23	16	9	2	»
	3° N.............	5	16	21	27	45	83	100	70	42	12	3	»
	4° K^2O...........	»	3	5	14	30	37	72	75	60	23	17	6
	5° CaO..........	1	3	15	19	22	39	45	47	45	27	19	11
	6° $P^2O^5 + K^2O$ ...	7	17	25	20	37	53	64	56	35	21	10	4
	7° N + CaO	6	29	38	48	49	47	40	29	19	3	»	»
	8° Fum. compl...	»	3	7	22	34	63	88	87	60	19	8	»
	Σ	24	106	167	231	301	409	493	423	309	124	63	21
	♂ Σ	23	72	168	307	316	208	69	12	1	»	»	»
	♀ + ♂ Σ..........	47	178	335	538	617	617	562	435	310	124	63	21

Parmi les plantes à plusieurs tiges, on a choisi pour les mensurations la plus longue. La plupart des plantes présentaient le même stade de développement. Certains des mâles étaient un peu passés, d'autres portaient encore des étamines fraîches. Parmi les femelles il y en avait qui possédaient déjà de jeunes fruits, les autres présentaient encore leurs stigmates.

Garcke (1) donne pour *Rumex acetosa* une hauteur de 30 à 60 centimètres. Schinz et Keller (2) indiquent 30 à 100 centimètres.

Si nous calculons maintenant la moyenne, la déviation étalon, le coefficient de variation, l'erreur moyenne, nous trouvons pour les mâles et les femelles les chiffres suivants :

---

(1) Garcke (A.), *Illustrierte Flora v. Deutschland.* Berlin, 1898, p. 524.
(2) Schinz (H.) et Keller (R.), *Flora d. Schweiz. Zürich,* 1900, p. 152.

	n	M en cm.	σ	v	E en cm.	M + 3 E en cm.
1° Sans engrais...	122	88,11	14,6	16,57	1,33	84,12 — 92,1
2° P^2O^5................	124	84,5	13,9	16,45	1,248	80,76 — 88,24
3° N..................	174	90,92	13,34	14,67	1,01	87,89 — 93,95
4° K^2O	138	94,78	12,59	13,28	1,07	91,57 — 97,99
5° CaO	150	93,13	13,92	14,94	1,13	89,74 — 96,52
6° $P^2O^5 + K^2O$.........	160	89,2	13,29	14,9	1,04	86,08 — 92,32
7° N + CaO	131	84,1	14,63	17,4	1,28	80,26 — 87,94
8° Fum. compl..........	177	94.0	12,47	13,26	0,94	91,18 — 96,82
♂ Σ..............	1.176	90.2	14,08	15,6	0,41	88,97 — 91,43
1° Sans engrais.........	308	103,48	23,15	22,37	1,32	99,52 — 107,44
2° P^2O^5................	256	101,88	20,9	20,51	1,3	97,98 — 105,78
3° N..................	424	109,2	19,86	18,19	0,96	106,32 — 112,08
4° K^2O.................	342	120,5	19,33	16,04	1,04	117,38 — 123,62
5° CaO	293	119,37	23,67	19,82	1,38	115,23 — 123,51
6° $P^2O^5 + K^2O$	349	110,28	24,09	21,84	1,29	106,41 — 114,14
7° N + CaO...........	308	97,27	21,23	21,82	1,21	93,64 — 100,9
8° Fum. compl.........	391	113,57	17,53	15,43	0,88	110,93 — 116,21
♀ Σ..............	2.671	110,23	22,54	20,45	0,44	108,91 — 111,55

Ce qui frappe ici tout d'abord, c'est que le plus grand écart dans les longueurs de plantes de *Rumex* ne se trouve pas entre la parcelle sans engrais et celle avec fumure complète, comme c'était le cas pour le chanvre. Évidemment l'oseille a d'autres besoins ; c'est à l'amendement de la potasse qu'elle réagit le mieux. Ici l'azote et la chaux donnés ensemble ont produit les plantes les plus petites ; pour le chanvre, au contraire, ils ont produit les plus grandes (exception faite des parcelles avec fumure complète).

Si nous calculons les différences entre la longueur moyenne des plante de la parcelle 4 et celles des autres parcelles, et en même temps leur erreur moyenne, nous obtenons la table suivante pour les mâles et pour les femelles :

	♂		♀	
	Diff.	E diff.	Diff.	E diff.
4 minus 8...............	0,78	1,42	6,93	1,36
4 — 5...............	1,65	1,55	1,13	1,73
4 — 3...............	3,86	1,47	11,3	1,41
4 — 6...............	5,58	1,49	10,22	1,65
4 — 1...............	6,67	1,71	17,02	1,68
4 — 2...............	10,28	1,64	18,62	1,67
4 — 7...............	10,68	1,67	23,23	1,59

Pour les mâles, la plus grande différence ($K^2O - N + CaO$) est six fois plus grande que l'erreur moyenne; pour les femelles, elle est, pour les mêmes parcelles, quatorze fois plus grande que l'erreur moyenne. *L'amplitude de variation des femelles est en général beaucoup plus considérable que celle des mâles; pour les premières, la déviation étalon* (σ) *et le coefficient de variation* (υ) *sont dans toutes les parcelles passablement plus grands que pour les seconds*. Chose curieuse, la fumure complète présente, soit pour les mâles, soit pour les femelles, la plus petite variabilité, tandis que pour le chanvre ce n'était pas ainsi. Serait-ce une indication que *Rumex acetosa* est génotypiquement plus uniforme que *Cannabis sativa*?

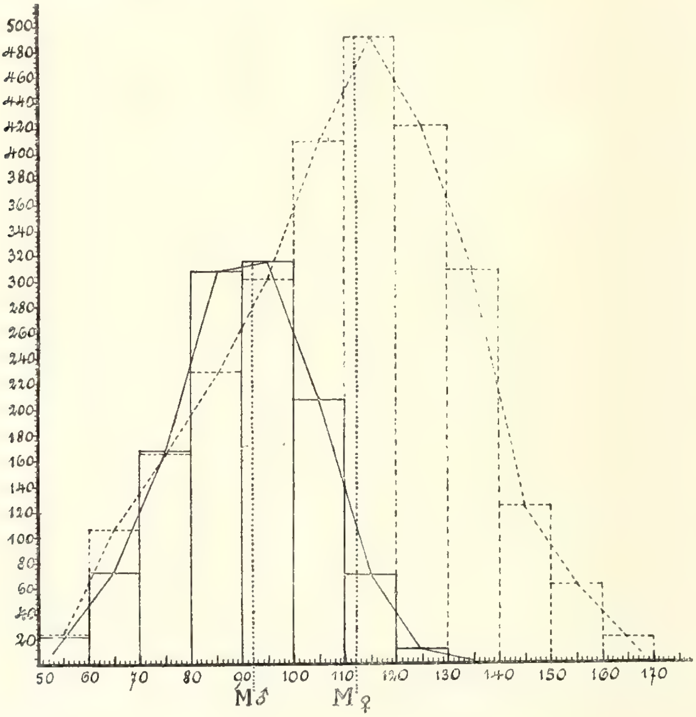


Fig. 5. — Courbe empirique représentant la répartition en classes simples des longueurs observées chez les plantes mâles (————) et femelles (– – – – –) de *Rumex acetosa*. M ♂ = moyenne des mâles; M ♀ = moyenne des femelles.

Un point beaucoup plus important que la différente longueur des plantes provenant de parcelles diversement fumées, c'est la différence entre la longueur moyenne des deux sexes qui est ici de 20 cm. 03 ; E diff. $= \pm \sqrt{0{,}41^2 + 0{,}44^2} = \pm 0{,}6$, c'est-à-dire trente-trois fois moins grande que la différence. *Les mâles sont donc passablement plus petits que les femelles.* Si on suppose pour la moyenne des mâles le chiffre 100, la moyenne des femelles serait de 122. Le dimorphisme est bien accusé. La plus grande variabilité des femelles est certainement en rapport avec leur plus grande vigueur.

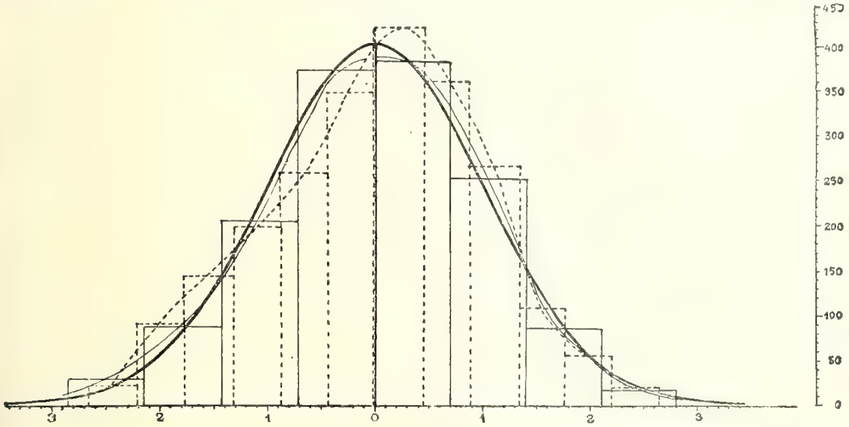


Fig. 6. — Comparaison graphique des variations de longueur réparties en classes simples chez les mâles (———) et les femelles (– – – – –) de *Rumex acetosa*, avec la courbe binominale « idéale » (Johannsen, *Elemente der Erblichkeitslehre*). — Pour l'explication des chiffres de la base, voir figure 2.

Le polygone de variation représenté par la figure 5 donne la répartition graphique des femelles et des mâles. Cette courbe, calculée pour 10 000 individus et reportée sur la courbe idéale de la manière indiquée plus haut, s'écarte fort peu de celle-ci, tant pour les mâles que pour les femelles (fig. 6). Toutefois nous constatons une légère asymétrie qui n'est plus positive comme celle remarquée sur les courbes du chanvre, mais bien négative. Le coefficient d'asymétrie est pour les mâles de — 0,131, et pour les femelles = — 0,182. L'indice négatif du coefficient d'asymétrie montre que la nutrition de l'oseille a été meilleure que celle du chanvre, malgré le terrain et la fumure identiques. Abstraction faite du pouvoir électif différent des racines pour les sels minéraux qui se trouvent dans le sol, je m'explique ainsi la meilleure nutrition de *Rumex* : celui-ci, ayant eu au moment de la mensuration deux ans d'existence, a pu, grâce à son système de racines plus développé, tirer un parti des substances nutritives contenues dans le terrain.

La classification des plantes de *Rumex* issues de graines triées donne la table suivante :

PLANTES ISSUES DE FRUITS		55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165
Fréquences ♀	1° Les plus grands...	8	54	80	101	149	168	220	169	119	44	31	5
	2° Moyens...........	15	46	65	104	105	168	180	160	103	47	12	5
	3° Les plus petits....	1	6	21	26	47	73	93	94	88	33	20	11
Fréquences ♂	1° Les plus grands...	6	39	90	146	146	79	25	6	»	»	»	»
	2° Moyens	16	25	53	112	105	77	23	3	»	»	»	»
	3° Les plus petits....	1	8	25	49	65	52	21	4	»	»	»	»

D'après ces chiffres on calcule :

		n	M en cm	σ	v	E en cm.	M ± 3 E en cm.
Fréquences ♀	1°.......	1.148	108,74	22,48	20,67	0,66	106,76 — 110,72
	2°.......	1.010	108,17	22,46	20,76	0,71	106,04 — 110,3
	3°.......	513	117,71	21,25	18,05	0,94	114,89 — 120,53
Fréquences ♂	1°.......	537	89,04	13,61	15,28	0,58	87,3 — 90,78
	2°.......	414	89,56	14,57	16,27	0,71	87,43 — 91,69
	3°.......	225	94,07	13,45	14,3	0,89	91,4 — 96,74

Nous voyons ici le phénomène contraire à celui que nous avons observé chez le chanvre. Les plus petites graines donnent les plantes les plus longues ; mais, ne nous y trompons pas ; ici, ce n'est pas autre chose qu'une question d'espace et de nutrition. Sur une étendue égale nous avons 1685 plantes issues des fruits les plus grands, 1424 plantes issues de fruits moyens et 738 provenant de petites graines. Si l'on suppose les premières égales à 100 p. 100, les secondes donnent 84,5 p. 100 et les troisièmes 43,8 p. 100. Les premières ont donc une vitalité plus de deux fois plus considérable que les troisièmes ; on peut admettre pour celles-ci que les plus vigoureuses seules se sont développées et ont trouvé des conditions plus favorables, étant moins serrées que les premières et les secondes ; ici la lutte pour l'existence a été trop inégale et les plus faibles ont péri. Il n'en est pas ainsi pour le chanvre. Les plantes issues de graines sans nervures sont beaucoup moins nombreuses ; par contre, elles ne sont pas plus longues, elles sont au contraire plus petites que les autres. Cela parle bien en faveur d'une différence génotypique entre les graines du chanvre, que les conditions extérieures ne peuvent changer.

En fait d'amendement, c'est la potasse qui favorise le plus la longueur des plantes, pour les mâles comme pour les femelles; et ce n'est nullement une question de place comme nous l'avions constaté pour les plantes issues de petites graines, puisque sur trois parcelles seulement (3, 6, 8), il y a développement d'un plus grand nombre de plantes. Nous parlons intentionnellement de l'influence des fumures sur la longueur seule. La longueur ne correspond pas nécessairement au rendement en général. Pour le chanvre, nous avons vu que les mâles, bien que plus grands, ont un plus petit poids.

Outre la différence de longueur et de poids, il existe certainement d'autres différences morphologiques entre les sexes. D'après HEYER les mâles ont des entre-nœuds plus longs que les femelles. La substance organique des femelles est de bonne heure plus considérable que celle des mâles. Jusqu'à présent je n'ai pas fait dans cette direction d'observations basées sur des mesures, je n'ai donc rien à ajouter.

ÉTUDE CRYOSCOPIQUE

Dans une étude très suggestive, J. LAURENT (1) parle du rôle considérable de la pression osmotique dans les phénomènes biologiques, notamment en ce qui concerne la forme et la structure des plantes. Dans un second travail (2) il émet l'idée que « si le type femelle coïncide réellement avec une pression osmotique plus élevée, on doit trouver dans les caractères anatomiques des végétaux des différences d'un sexe à l'autre en rapport avec ces différences osmotiques. » L'application des principes qu'il a exposés dans sa première étude « indique que les pieds femelles auront une tige plus épaisse, avec des cellules d'un plus grand diamètre ». Pour le moment je n'ai pas examiné s'il existe vraiment des différences anatomiques entre le sexe mâle et le sexe femelle ; mais LAURENT m'a donné l'idée de faire des expériences cryoscopiques avec des plantes unisexuées, et je suis pleinement d'accord avec lui quand il dit : « Les recherches nouvelles d'anatomie expérimentale auront donc besoin d'être complétées désormais à la fois par l'étude des échanges gazeux dans les conditions mêmes du développement de la plante, et par la détermination de la pression osmotique interne à l'aide de la cryoscopie ou d'essais de plasmolyse. »

---

(1) LAURENT (J.), Les facteurs de la structure chez les végétaux (Extrait du *Bulletin de la Soc. d'étude d. sc. nat. de Reims*).

(2) LAURENT (J.). Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe (*loc. cit.*).

J'ai entrepris avec les deux plantes, *Cannabis* et *Rumex*, des expériences pour vérifier si le point de congélation des extraits végétaux est abaissé chez les types femelles, comme le veut la théorie de LAURENT.

Méthode.

La détermination du point de congélation a été faite à l'aide du cryoscope de BECKMANN. Celui-ci se compose d'une éprouvette assez grande et forte, fermée par un bouchon. Ce bouchon a deux trous, l'un au milieu pour un thermomètre divisé en centièmes de degré, l'autre laisse passer un fil en platine dont l'extrémité recourbée, entourant le thermomètre, est destinée à remuer le suc. Cette éprouvette plonge dans une autre plus grande, qui plonge elle-même dans le milieu réfrigérant, placé dans un récipient plus ou moins grand, dont le couvercle est percé, au milieu, d'un trou pour l'éprouvette. Un autre trou laisse passer un thermomètre qui indiquera la température du milieu réfrigérant, car celle-ci ne doit pas descendre trop au-dessous du point de congélation du liquide à examiner.

J'ai fait construire pour mon usage un récipient à couvercle, pouvant contenir deux éprouvettes, afin que l'on puisse faire deux déterminations à la fois.

La littérature indique passablement de modifications apportées au cryoscope, et surtout au thermomètre, qui doit être très exact. Le thermomètre de BECHMANN n'a pas de zéro fixe, et il faut déterminer celui-ci de temps en temps. PANTANELLI (1) recommande l'appareil de FRIEDENTHAL à zéro fixe, et Sahli (1) la modification de l'appareil Beckmann par Haidenhain à zéro également fixe. Silverman (2) a rempli l'espace entre l'éprouvette extérieure et intérieure avec de l'alcool méthylique, ce qui a donné, d'après lui, de meilleurs résultats pour le point de congélation du vinaigre que si l'espace avait été rempli d'air. J'ai constaté pour ma part qu'avec la présence de l'alcool méthylique le refroidissement se fait d'une manière plus rapide et plus régulière. Lorsque l'on a un grand nombre de déterminations à faire, il n'est pas indifférent qu'elles puissent s'exécuter dans le moins de temps possible.

---

(1) PANTANELLI (E.), Zur Kenntnis d. Turgorregulationen bei Schimmelpilzen (*Jhrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. XL, Heft 3, p. 303).

Les sucs ont été extraits au moyen d'une presse à fruits, « *tutti frutti* », construite pour les usages culinaires. J'ai obtenu ainsi d'assez bons résultats : les tissus ont été complètement écrasés, le résidu était presque sec au toucher. Les sucs ont été filtrés immédiatement après l'extraction à travers un linge, et ensuite on les a versés dans des cylindres gradués fermés à l'émeri pour empêcher l'évaporation. Puisqu'il faut autant que possible expérimenter avec des sucs extraits au même moment (car la température, l'humidité et l'insolation ont une grande influence sur la pression osmotique), il a fallu placer les cylindres dans une glacière afin de garder les sucs frais et non fermentés. Ceux-ci sont naturellement bien loin d'être clairs et, avant d'y déterminer le point de congélation, je les ai tous filtrés à travers des filtres « *sine cineribus* ». La filtration s'effectuait chez les différents sucs d'une manière très inégale. Les uns filtraient très lentement — surtout ceux provenant des plantes femelles et je les ai filtrés dans la glacière même — pour empêcher qu'ils se détériorent et s'évaporent. Quelques-uns filtraient si mal que j'étais obligé de les diluer de moitié avec de l'eau distillée, comme Pantanelli le recommande pour des sucs concentrés.

De Vries (3) a de plus coagulé l'albumine en chauffant soit les organes avant l'extraction des sucs, soit les sucs eux-mêmes. Mais puisque les corps albuminoïdes ont un poids moléculaire très élevé et exercent même à l'état ionisé une très faible pression osmotique (1) (le poids moléculaire de l'albumine de l'œuf a été évalué à 13000 — Hœber, physik. Chemie, p. 18), ils ont par conséquent peu d'importance dans les phénomènes osmotiques ; étant donné que certains sels, par exemple les phosphates et l'acide citrique en présence de Ca, peuvent être précipités par la chaleur comme l'albumine (De Vries), on peut parfaitement ne pas tenir compte de l'albumine dans la cryoscopie des sucs végétaux.

---

(1) Sahli (H.), Lehrbuch der klinischen Untersuchungsmethoden. 5. Aufl., 1909, p. 744.

(2) Silverman (A.), Die Erniedrigung d. Gefrierpunktes v. Essig als Kontrolle seiner Zusammensetzung. (*Chemikerzeitung*. *Jhrg*. XXXV, 1911, p. 43).

(3) Vries (H. de), Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft (*Jhrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. XIV, 1884, p. 427).

Le sang est un très bon exemple pour montrer le peu de pression osmotique qu'exercent les corps albuminoïdes. On sait qu'ils y forment 92 p. 100 des corps dissous. Or, si on les éloigne au moyen de la coagulation, la pression osmotique du sang n'en est que peu modifiée (Hœber).

Il va sans dire que si l'on veut étudier la pression osmotique de l'un ou l'autre des tissus d'une plante, la méthode cryoscopique opérant avec le suc de la plante entière ne peut être employée. Le suc contient l'eau et les substances dissoutes de tissus très divers : le xylème livre son eau, le phloème la sève élaborée, le parenchyme cortical et celui du cylindre central donnent leurs sucs cellulaires, qui ne sont pas nécessairement semblables.

Pour connaître approximativement la pression osmotique dans les cellules d'un tissu, on se sert depuis plus d'un demi-siècle d'une méthode introduite dans les sciences biologiques par Pringsheim et Naegeli : la plasmolyse. De Vries (p. 544) dit à propos de cette méthode que la détermination de la force turgescente, en cherchant d'une part la plus faible concentration du salpêtre qui produit encore de la plasmolyse et d'autre part la plus forte concentration qui ne produit pas encore une plasmolyse, ne conduira pas, dans la généralité des cas, à des résultats satisfaisants, parce que cette concentration est dans la plupart des tissus très différente pour chaque cellule prise séparément, et qu'une détermination exacte sera donc rarement possible. En outre, les faibles degrés de plasmolyse n'échapperont que trop facilement à l'observation dans certaines cellules des tissus parenchymateux, surtout dans celles avec suc cellulaire non coloré. J'ai constaté combien est difficile l'observation de la plasmolyse pouvant donner des résultats valables pour le total de la plante ; trop de facteurs personnels peuvent jouer un rôle. Néanmoins, les quelques expériences que j'ai faites avec des coupes transversales dans les tiges placées dans des solutions de nitrate de potasse de concentration différente donnèrent des résultats correspondant assez bien à ceux de la cryoscopie.

---

(1) Robertson (T.-B.), Die physikalische Chemie der Proteine. Nebersitzung von F.-A. Wyneken. Dresden, 1912, p. 290, t. ff.

De Vries a fait des essais qui lui ont prouvé que la proportion du suc parenchymateux par rapport aux sucs extraits d'un organe tout entier est si prépondérante que l'influence des autres tissus se trouve en dedans des limites des erreurs d'observation possibles (p. 543). Cela peut être vrai pour certaines plantes dans certaines conditions et là où il ne s'agit que d'un seul organe, mais nous verrons plus loin que l'on trouve des résultats différents dès que l'on opère séparément avec les tiges et les feuilles.

D'après la loi de Van t'Hoff la pression osmotique d'une solution correspond à la pression que la même substance exercerait sous forme de gaz ou de vapeur sous le même volume et à la même température. Si on dissout d'une substance la quantité (en grammes) égale à son poids moléculaire dans un litre d'eau, on obtient une pression osmotique de 22,4 atmosphères.

Depuis les travaux de Raoult (1) nous savons que « l'abaissement du point de congélation d'un dissolvant ne dépend que du rapport entre les nombres de molécules du corps dissous et du dissolvant ; il est indépendant de la nature, du nombre, de l'arrangement des atomes qui composent les molécules dissoutes » (Raoult) (2). Puisque le point de congélation d'une solution s'abaisse avec le nombre de molécules qui y sont dissoutes, c'est-à-dire avec la concentration, on peut, en déterminant son point de congélation, évaluer sa pression osmotique et son poids moléculaire comme Raoult l'a proposé (1).

---

(1) Raoult (F.-M.), Sur le point de congélation des liqueurs alcooliques (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. XC, 1880, p. 865).

(2) Raoult (F.-M.), Loi de congélation des solutions benzéniques des substances neutres (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. XCV, 1882, p. 187).

Sous une pression de 22,4 atmosphères l'eau gèle à — 1°,85, et cette température est le point de congélation pour toute solution qui contient, dissous dans un litre d'eau, le poids moléculaire d'un corps. « L'abaissement du point de congélation dû aux différents corps qui existent, à l'état de mélange, dans deux litres d'eau, est la somme des abaissements produits séparément par chacun de ces corps, lorsqu'il existe seul dans le même volume d'eau » (Raoult) (2). S'il ne se produit pas de réactions chimiques entre les différents corps dissous dans une solution, la pression osmotique qu'ils exerceront ensemble sera donc égale à la somme des pressions partielles que produirait chacun des corps s'il était dissous seul dans le même volume de dissolvant.

Ces données permettent de calculer la pression osmotique d'un suc végétal simplement comme suit :

$$P = \frac{\Delta \times 22{,}4}{1{,}85};$$

Le résultat ne sera naturellement qu'approximatif, mais néanmoins suffisamment exact pour des recherches de ce genre.

A l'exemple de Maquenne (3) on déduit par le calcul, du résidu sec du suc et du point de congélation, « le poids moléculaire que devrait avoir une substance supposée unique pour donner, sous le même poids, la même température de congélation ». C'est le nombre ainsi calculé que Maquenne désigne sous le nom de « poids moléculaire moyen ». De ce poids moléculaire moyen, calculé d'après la formule :

$$pm. = \frac{rs\, 1{,}85}{\Delta},$$

---

(1) Raoult (F.-M.), Loi de congélation des solutions aqueuses des matières organiques (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. XCIV, 1882, p. 1517).

(2) Raoult (F.-M.), Recherches sur le partage des acides et des bases en dissolution par la méthode de congélation des dissolvants (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. XCVI, 1883, p. 1653).

(3) Maquenne (L.), Sur le poids moléculaire moyen de la matière soluble dans les graines en germination (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CXXV, 1897, p. 576).

on peut dire ce que nous avons exprimé à propos de la pression osmotique trouvée par la formule citée plus haut : le résultat n'est qu'approximatif, mais avec un peu de circonspection, il peut servir *grosso modo* à comparer l'état moléculaire de différents sucs.

P = pression osmotique ; Δ = point de congélation ;
pm = poids moléculaire moyen ; rs = résidu sec du suc ;
22,4 = pression du poids moléculaire d'une substance en grammes dissous dans un litre d'eau ; 1,85 = point de congélation de l'eau à une pression de 22,4 atmosphères.

Voici les résultats cryoscopiques pour *Rumex acetosa* mâle :

PARCELLES.	DATE de la récolte.	NOMBRE des plantes extraites pour une analyse n.	POIDS des plantes en grammes. p.	VOLUME du suc extrait en cmc. v.	POINT de congélation du suc. Δ,	PRESSION osmotique du suc. P.
1° Sans engrais....	24 juin.	1	40	»	— 0,61	7,38
	12 juillet.	12	375	205	— 0,695	8,41
2° P^2O^5..........	27 juin.	1	65	42	— 0,55	6,66
	27 —	1	50	34	— 0,53	6,42
	29 —	1	120	78	— 0,59	7,14
	29 —	2	38	21	— 0,722	8,74
3° N..............	4 juillet.	5	(Plantes misérables).		— 0,67	8,11
	4 —	7	»	»	— 0,668	8,09
4° K^2O............	4 —	1	(5 tiges).	»	— 0,6	7,26
	4 —	2	»	»	— 0,69	8.35
	4 —	4	»	»	— 0,64	7.75
	12 —	7	70	71	— 0,67	8,11
5° CaO............	4 —	5	»	»	— 0,62	7,5
	4 —	5	»	»	— 0,59	7,14
	13 —	8	178	109	— 0,57	6,9
6° $P^2O^5 + K^2O$......	29 juin.	1	144	70	— 0,592	7,17
	29 —	1	155	72	— 0,693	8,39
7° N + CaO........	4 juillet.	5	»	»	— 0,64	7,75
8° Fum. complète..	24 juin.	1	101	70	— 0,64	7,75
	13 juillet.	4	70	40	— 0,6	7,26

Total ; 74 plantes, dont 39 ont eu 812 centimètres cubes de suc ; le point moyen de congélation est d'après le calcul — 0°,6337, et la pression moyenne sera de 7,67 atmosphères.

Voici les résultats pour *Rumex acetosa* femelle :

PARCELLES.	DATE de la récolte.	*n.*	*p* en gr.	*v* en cmc.	Δ.	P.	DIFFÉRENCE entre la pression des ♂ et ♀ P ♂ — P ♀
1° Sans engrais...	24 juin.	1	118	»	— 0,525	6,35	+ 1,03
	12 juillet.	12	400	210	— 0,62	7,51	+ 0,9
2° P^2O^5	27 juin.	1	109	75	— 0,575	6,96	— 0,3
	27 —	1	77	52	— 0,602	7,29	— 0,87
	29 —	1	85	55	— 0,59	7,14	0
	29 —	1	50	31	— 0,538	6,51	+ 2,23
3° N.............	4 juillet.	4	»	»	— 0,639	7,73	+ 0,38
	4 —	5	»	»	— 0,68	8,23	
4° K^2O............	4 —	3	»	»	— 0,596	7,21	+ 0,88
	4 —	3	»	»	- 0,613	7,42	— 0,16
	4 —	3	»	»	— 0,6	7,26	+ 1,09
	4 —	3	»	»	— 0,64	7,75	0
	12 —	9	330	205	— 0,645	7.81	+ 0,3
5° CaO............	4 —	7	»	»	— 0,585	7,08	+ 0,42
	13 —	7	204	143	— 0,585	7,08	— 0,18
6° $P^2O^5 + K^2O$.....	29 juin.	1	111	74	— 0,542	6,56	+ 0,61
	29 —	2	158	94	- 0,562	6,8	+ 1,59
7° N + CaO.......	4 juillet.	3	»	»	- 0.565	6,84	+ 0,95
	4 —	4	»	»	— 0,57	6,9	
	4 —	3	»	»	— 0,55	6,66	
8° Fum. complète.	24 juin.	1	92	60	— 0,607	7,35	+ 0,4
	13 juillet.	3	207	150	— 0,57	6,9	+ 0,36

Total : 78 plantes, dont 39 ont donné 1149 centimètres cubes de suc ; le point moyen de congélation est, d'après le calcul, —0°,5957, et la pression moyenne sera donc de 7,21 atmosphères.

En moyenne, la différence entre la pression osmotique des mâles et celle des femelles est d'environ une demi-atmosphère, ce qui est assez considérable par rapport à la pression de 7 à 8 atmosphères que j'ai trouvée en général chez *Rumex*.

En expérimentant seulement avec des feuilles provenant de plantes mâles et femelles de la parcelle 4, où les plantes étaient le plus fraîches, j'ai trouvé pour les mâles, dans 50 grammes, 40 centimètres cubes de suc, et ce dernier avait Δ = 0,505 et P = 6,14 ; pour les femelles, dans 200 grammes, 136 centimètres cubes de suc, dont Δ = 0,465 et p = 5,63.

La différence pour les feuilles seules est la même que pour les plantes entières, c'est-à-dire une demi-atmosphère. Autrement la pression dans les feuilles des plantes mâles comme des plantes femelles est un peu moindre que dans les plantes entières, ce qui impliquerait une plus forte pression dans les tiges.

Les résultats avec *Rumex acetosa* nous montrent en tout cas que la concentration du suc chez ces plantes est extrêmement variable suivant les individus, suivant le temps et suivant la fumure.

Premiers résultats avec *Cannabis sativa*, mâle et femelle :

PARCELLES.	DATE de la récolte.	SEXE.	NOMBRE des plantes extraites pour une analyse. *n*.	POIDS des plantes en gr. *p*.	VOLUME du suc extrait en cm.c. *v*.	POINT de congélation du suc 0 centigrade. Δ.	PRESSION osmotique du suc. P.
1° Sans engrais.	22 juillet (chaud et venteux).	♂	12	291	120	— 0,73	8,84
	25 juillet (beau temps).	♀	12	224	75	— 0,785	9,505
2° P^2O^5.........	20 juillet (pluie).	♂	12	361	135	— 0,725	8,78
	23 juillet (pluie).	♀	12	483	220	— 0,65	7.87
3° N............	21 juillet (beau temps).	♂	12	249	60	— 0,865	10,47
	23 juillet (pluie).	♀	12	267	110	— 0,735	8,9
4° K^2O.........	22 juillet (chaud et venteux).	♂	12	356	155	— 0,72	8,718
	25 juillet (chaud et venteux).	♀	12	599	285	— 0,72	8,718
5° CaO.........	21 juillet (beau temps).	♂	12	569	190	— 0,815	9,87
	23 juillet (pluie).	♀	12	646	300	— 0,7	8,476
6° $P^2O^5 + K^2O$..	19 juillet (pluie).	♂	12	245	90	— 0,775	9,384
	23 juillet (pluie).	♀	12	431	210	— 0,653	7,907
7° N + CaO.....	20 juillet (pluie).	♂	12	580	240	— 0,73	8,84
	22 juillet (chaud et venteux).	♀	12	655	310	— 0,745	9,02
8° Fum. compl.	19 juillet (pluie).	♂	12	705	300	— 0,7585	9,184
	22 juillet (chaud et venteux).	♀	12	758	320	— 0,745	9,02
						Moyenne Δ	Moyenne P
					♂	— 0,75684	9,1639
					♀	— 0,71279	8,6305
					Diff.		0,5334

Dans cette expérience, la pression osmotique des mâles ne peut malheureusement pas être comparée avec celle des femelles, puisque les plantes ♂ et ♀ n'ont pas été récoltées en même temps, dans aucune des parcelles. Les unes ont été cueillies par un temps pluvieux et froid, les autres par des journées chaudes et venteuses. J'ai constaté, comme de Vries (*loc. cit.*, p. 560) que le point de congélation du suc est très sensible aux conditions extérieures : une série de journées pluvieuses abaisse sensiblement la pression osmotique ; par contre, un beau temps chaud et venteux cause une concentration du suc des plantes. Ce fait est compréhensible ; il est du reste connu depuis longtemps qu'un beau temps chaud rend les fruits plus sucrés. Tout ce qui active la transpiration concentre le suc des plantes, d'abord dans les feuilles et ensuite, grâce à la diffusion plus ou moins rapide des substances, aussi dans les autres parties.

La pression moyenne du suc extrait des mâles est de 9,164 atmosphères, et celle du suc extrait des femelles de 8,631 atmosphères. La différence est d'une demi-atmosphère, comme celle trouvée chez *Rumex*. Les pressions osmotiques constatées ici chez le chanvre sont assez élevées. De Vries avait remarqué en général 5 à 7 atmosphères (1) dans les organes en formation, mais la pression pouvait descendre à 3,5 et monter jusqu'à 9 atmosphères ; la moyenne de mes expériences est probablement plus élevée parce que les plantes avaient à peu près terminé leur croissance.

Pour pouvoir comparer la série des mâles avec celle des femelles, j'ai récolté les plantes, mâles et femelles, d'une parcelle en même temps, et le suc a été extrait immédiatement de la manière décrite plus haut. Pour connaître le résidu sec du suc, ainsi que son contenu en substance organique et en sels minéraux, j'ai évaporé le liquide dans un godet en platine et l'ai séché complètement à 100° dans le vacuum ; après avoir noté le poids, j'ai calciné le résidu et pesé à nouveau ; la différence entre la première et la seconde pesée indique ce que le suc contient de substance organique. Les chiffres contenus dans les colonnes de la table ci-contre sont le résultat de deux ou

---

(1) La pression osmotique du sang des mammifères est d'environ 7 atmosphères et reste à peu de chose près constante, grâce à la régulation de la concentration par les reins.

Seconds résultats avec *Cannabis sativa*, mâe et femelle :

PARCELLES.	DATE de la récolte.	SEXE.		*p.*	*v.*	Δ.	P.	RÉSIDU sec du suc par litre en gr. *rs.*	RÉSIDU organique du suc par litre en gr. *c.*	SELS minéraux (cendres) du suc par litre en gr. *c.*	POIDS moléculaire des substances dissoutes dans le suc. *pm.*
1° Sans engrais,..	29 juillet, matin (beau temps).	♂ ♀	12 12	158 250	65 110	0,85 0,81	10,29 9,808	77,9 66,12	64,4 52,2	13,5 13,92	169,5 151
2° P^2O^5..........	28 juillet, matin (beau temps).	♂ ♀	8 8	75 171	27 80	0,83 0,76	10,05 9,202	76,49 69,23	» 55,97	» 13,26	170,5 168,5
3° N.....	27 juillet, après-midi (beau temps).	♂ ♀	8 8	142 174	55 70	0,96 0,935	11,624 11,324	87,82 87,48	» 73,98	» 13,5	169,2 173
K^2O...........	29 juillet, après-midi (temps couvert).	♂ ♀	12 10	405 442	160 200	0,895 0.895	10,837 10,837	82,21 73,38	67,66 58,58	14,55 14,8	170 151,7
5° CaO...........	27 juillet, après-midi.	♂ ♀	8 8	190 384	70 190	0,89 0,865	10,776 10,473	74,95 65,2	68,94 47,55	16,01 17,65	155,8 139.4
6° $P^2O^5 + K^2O$....	28 juillet, matin.	♂ ♀	8 8	346 171	140 77	0,905 0,785	10,958 9,505	83,8 64,14	70,1 50,06	13,7 14,08	171,3 151,1
7° N + CaO......	25 juillet, (beau temps).	♂ ♀	8 8	449 576	165 255	0,835 0,79	10,11 9.568	» 66,46	» 51,2	» 15,26	» 155,6
8° Fum. compl...	27 juillet, matin (pluie).	♂ ♀	8 8	275 536	120 230	0,835 0,83	10,11 10,05	68,54 59,84	54,77 44,56	13,77 15,28	151,8 133,4
		 ♂ ♀	Σ*n* 72 70	Σ*p* 2 040 2 704	Σ*v* 802 1 212	MΔ **0,8736** **0,8345**	MP **10,578** **10.104**	M*rs* **78,988** **67,367**	M*ro* **64 76** **52 236**	M*c* **14,228** **15,132**	M*pm* **167,271** **149,345**

plusieurs déterminations faites chacune avec 10 centimètres cubes de suc.

D'après les expériences qui précèdent, on pourrait conclure qu'il existe chez le chanvre une petite différence entre la pression osmotique des plantes femelles et celle des plantes mâles. En moyenne cette différence est d'à peu près une demi-atmosphère, le résidu sec du suc est par conséquent plus considérable dans le liquide extrait des mâles — un peu plus de 10 grammes par litre de suc. Les cendres subissent une petite diminution chez les mâles, de sorte que la substance organique est plus grande chez ceux-ci, dans le même volume de suc — environ 12 grammes par litre. La pression osmotique plus forte des mâles serait donc due à la présence de substances organiques, telles que les sucres et les acides organiques, et non aux sels minéraux qui sont partout en assez petite quantité en comparaison des substances organiques, fait constaté également par DE VRIES. Ce même auteur a montré que chez *Heracleum Sphondylium* la concentration du suc est le plus élevée au moment où la plante a terminé sa croissance, et que la participation du glycose à la force turgescente augmente avec l'âge jusqu'à 55 p. 100.

Ce fait peut nous donner l'indication que dans mes expériences *la différence de pression osmotique entre plantes mâles et femelles est simplement une question de développement.*

Bien entendu, les plantes d'expérience étaient du même âge et, autant qu'il était possible de le voir extérieurement, au même stade de développement. Mais les mâles ont terminé leur développement entier avec la floraison, tandis que les femelles doivent encore mûrir les semences. Les premiers présentent sans doute beaucoup plus tôt que les secondes des caractères de vieillesse, voilà pourquoi nous avons trouvé, en pleine floraison, plus de substance organique qui s'accumule probablement en vue d'une lignification plus complète ; les femelles restent plus longtemps en sève et possèdent par conséquent des cellules moins épaissies. La quantité des cendres, faiblement en diminution chez les mâles, correspond toujours à un surplus de substance organique. Là où la substance élaborée est activement employée pour la reconstitution de nouvelles cellules, les cendres entrent pour une plus grande part dans les corps qui causent la pression osmotique.

Le taux pour 100 du résidu sec chez les mâles, plus élevé que celui des femelles, ne produit du reste pas une élévation de pression osmotique proportionnée. Si la moyenne de résidu sec chez les femelles est de 67,367 grammes p. l. et produit une pression de 10,104 atmosphères, la moyenne de résidu sec chez les mâles devrait produire plus de pression que nous n'en avons trouvé :

$$67{,}367 : 10{,}104 = 78{,}988 : x ; \qquad x = 11{,}847 \text{ atmosphères}$$

Or nous avons trouvé seulement 10,578 atmosphères. Cela indique que, dans le suc des plantes mâles, il y a plus de corps à poids moléculaire élevé que chez les femelles ; ces corps sont par conséquent moins actifs dans les phénomènes de l'osmose ; ce qui parle encore en faveur de l'idée que les plantes mâles ne sont pas au même état de développement actif que les plantes femelles. Quelle est la différence entre les deux sexes en ce qui concerne la répartition des glandes sécrétrices et des laticifères et combien le contenu des organes sécréteurs d'une plante participe-t-il au suc extrait de cette plante ? Ces deux questions restent ouvertes. Il est connu que les trichomes sécréteurs sont beaucoup plus répandus chez les plantes femelles.

Si l'on calcule le poids moléculaire moyen des substances dissoutes dans les sucs, d'après la formule indiquée plus haut, on arrive à un résultat qui confirme ce qui a été dit de la manière la plus frappante. La moyenne du poids moléculaire des substances dissoutes dans les sucs des mâles est de 167,271, pour les femelles elle est de 149,345.

Pendant l'été 1911 j'ai continué mes recherches cryoscopiques avec *Spinacia oleracea* et *Cannabis*, et les quelques résultats obtenus sur la dernière plante peuvent trouver place ici.

Il était avant tout intéressant de constater l'influence des deux années 1910 et 1911, si différentes à beaucoup de points de vue. Si l'été de 1910 a été pluvieux et froid, celui de 1911 a eu un record de sécheresse, de chaleur et surtout de clarté.

Citons d'abord l'expérience pour laquelle les tiges et les feuilles d'un certain nombre de plantes ont été examinées séparément.

PARCELLE.	DATE de la récolte.	SEXE	ORGANE.	*n.*	*p.*	*v.*	Δ	P.	*rs.*	*ro.*	*c.*	*pm.*
P^2O^5 ensemencée le 31 mai.	3 août (beau et chaud).	♂	tiges	61	714	145	0,9 ↓	10,897 ↓	94,25 ↓	82,45 ↓	11,8 ↓	193,736 ↓
			feuilles		210	52	1,21	14,651	130,31	113,15	17,16	199,234
	3 août (beau et chaud).	♀	tiges	96	»	400	0,8 ↓	9,686 ↓	61.95 ↓	50,1 ↓	11,85 ↓	143,259 ↓
			feuilles		1 160	160	1,23	14,893	133,7	117,2	16,5	201,093

Nous voyons que la concentration du suc est beaucoup plus grande dans les feuilles que dans les tiges. Il n'y a là rien d'étonnant quand on pense à la transpiration qui a lieu surtout dans les feuilles et qui, par un temps sec et chaud, est considérablement augmentée. La proportion des sels minéraux étant à peu de chose près la même chez les deux sexes, la substance organique est beaucoup moins grande dans les tiges des femelles. C'est donc surtout dans les tiges que se manifeste à cette époque du développement la différence entre plantes femelles et plantes mâles. La tige des femelles reste plus longtemps herbacée. Dans la tige des mâles, il y a plus de substance organique en vue d'une lignification prochaine. Le résidu sec du suc des tiges ♂ devrait produire par rapport à celui des tiges ♀ plus de pression que nous n'en avons trouvé :

$$61{,}95 : 9{,}686 = 94{,}25 : x ;\ x = 14{,}736 \text{ atmosphères.}$$

Nous avons trouvé seulement 10,897 atmosphères. Il y a donc dans le suc des tiges ♂ plus de corps à poids moléculaire élevé, et le poids moléculaire moyen est l'expression de ce fait. Pour les feuilles, ce poids est à peu près le même chez les deux sexes. Le résidu sec des feuilles chez les mâles et chez les femelles a produit aussi, par rapport à celui des tiges, une pression trop peu élevée. Nous avons chez les mâles par exemple :

$$94{,}25 : 10{,}897 = 130{,}31 : x ;\ x = 15{,}066$$

La différence n'est pas très grande, mais pour les femelles il en est autrement :

$$61{,}95 : 9{,}686 = 133{,}7 : x ; x = 20{,}904 \text{ atmosphères.}$$

Ici la différence est de 6 atmosphères. Les produits élaborés ont dû passer, grâce à l'assimilation et la transpiration intense, à des formes de poids moléculaire plus élevé.

Voici quelques résultats obtenus avec des plantes entières :

PARCELLES	DATE DE LA RÉCOLTE	SEXE	*n*	*p*	*v*	Δ	P	*rs*	*ro*	*c*	*pm*
CaO, ensemencée 31 mai.	9 août (beau temps).	♂	64	1.290	»	0,825 ↑	9,989 ↑	76,9 ↑	62,7 ↑	14,2 ↓	172,442 ↑
	Id.	♀	96	2.032	»	0,755	9,142	61,0	46,6	14,4	149,47
$P^2O^5 + K^2O$, ensemencée 31 mai.	10 août (beau temps).	♂	113	»	»	1,017 ↓	12,314 ↓	88,47 ↑	74,45 ↑	14,02 ↓	160,934 ↑
	Id.	♀	108	»	»	1,089	13,186	87,39	72,60	14,79	148,459
Fum. compl. ensemencée 9 mai.	22 août (beau temps).	♂	10	450	140	0,925 ↑	11,2 ↑	82,85 ↑	70,26 ↑	12,59 ↓	165,7 ↑
	Id.	♀	10	560	190	0,873	10,57	73,22	60,25	12,97	155,163
P^2O^5, ensemencée 9 mai.	23 août (pluie).	♂	10	325	75	1,00 ↑	12,108 ↑	101,67 ↑	90,55 ↑	11,42 ↓	188,089 ↑
	Id.	♀	10	345	105	0,99	11,987	99,40	87,615	11,785	185,747
CaO, ensemencée 9 mai.	25 août (beau temps).	♂	10	392	115	0,823 ↓	9,965 ↓	92,9 ↑	83,55 ↑	9,35 ↓	208,827 ↑
	Id.	♀	10	374	95	0,853	10,328	91,6	81,75	9,85	198,663
Moyenne des trois dernières parcelles...		♂	»	»	»	0,914	11,0668	86,655	74,037	12,618	171,042
		♀	»	»	»	0,914	11,03	79,467	66,224	13,243	155,17

Les différences entre les plantes mâles et femelles du chanvre de 1911 sont moins accusées qu'en 1910. Les pressions osmotiques sont à peu près égales. Chez les mâles, le litre de suc contient quelques grammes de résidu sec de plus que chez les femelles ; il en est de même pour les matières organiques. Par contre la quantité des cendres est plus grande chez les femelles.

Il se peut que l'état du développement des plantes mâles et femelles n'ait pas été au même point de divergence que l'année passée ; en outre, on peut remarquer que les femelles ont plus de feuilles que les mâles et puisque ce sont surtout les feuilles qui, par le temps sec et chaud de l'été 1911, ont eu un suc spécialement concentré, elles se sont rapprochées des mâles plus qu'en 1910, où la concentration du suc des tiges et des feuilles n'a pas montré une grande différence, au moins en ce qui concerne *Rumex acetosa*. Le fait que ce sont les feuilles qui ont augmenté d'une atmosphère la pression osmotique par rapport à celle trouvée en 1910, tandis que la pression des mâles n'a augmenté que d'une demi-atmosphère, parle en faveur de cette conclusion.

Il y a donc, jusqu'à un certain point de vue, avec le suc des plantes entières, concordance entre les résultats de l'été froid et humide en 1910 et la saison chaude et sèche en 1911 ; mais cela change dès que l'on opère avec des plantes plus âgées. J'ai fait quelques analyses avec des plantes où les mâles étaient jaunis et passés.

Voici les résultats :

PARCELLES	DATE de la récolte.	Sexe.	*n*	*p*	*v*	Δ	P	*rs*	*ro*	*c*	*pm*
$P^2O^5+K^2O$ ensemencée 31 mai.	21 août (beau temps).	♂	10	206	42	1,03	12,471	94,76	77,3	14,46	164,814
		♀	10	321	43	1,15	13,924	109,85	95,7	14,15	176,715
Fum. compl. ensemencée 31 mai.	29 août (beau temps).	♂	10	190	60	0,92	14,139	66,21	52,0	14,21	133,14
		♀	10	510	173	0,9	10,897	81,81	70,45	11,36	168,165
K^2O ensemencée 31 mai.	30 août (beau temps).	♂	10	99	22	0,85	10,292	59,97	45,46	14,51	130,523
		♀	10	222	50	0,915	11,079	87,55	74,11	13,44	177,014

Quand les plantes mâles ont passé le maximum de leur développement elles commencent à montrer les caractères des plantes femelles examinées antérieurement; c'est-à-dire au fur et à mesure que le résidu sec et surtout les matières organiques commencent à diminuer, les cendres commencent à augmenter et par suite le poids moléculaire moyen du suc va en diminuant. Si l'on se représente par une courbe le développement de la plante, de sorte que le sommet de la courbe indique le maximum du développement, la courbe des femelles aura une beaucoup plus grande amplitude; mais, à un point, les deux courbes, celle des mâles et celle des femelles, doivent se couper: ce sera après le sommet des mâles et avant celui des femelles.

Il y a donc chez les mâles au moment de leur floraison, et chez les femelles pendant le développement des graines, un maximum de résidu sec dans le suc extrait, maximum qui est dû principalement aux matières organiques, c'est-à-dire aux sucres et acides organiques.

RÉSUMÉ

La proportion des sexes chez le chanvre et l'oseille est indépendante de la fumure; les quelques écarts que l'on peut observer dans les chiffres sont dus soit à la grande variabilité de ces deux plantes, soit au hasard.

Pour le chanvre, j'ai trouvé sur un nombre de 28049 individus 47, 27 p. 100 du sexe masculin et 52,72 p. 100 du sexe féminin, c'est-à-dire pour 100 mâles 112 femelles.

Pour *Rumex acetosa* la proportion est très différente. Sur un nombre de 6049 individus cultivés, 29,33 p. 100 étaient des mâles et 70,67 p. 100 des femelles, c'est-à-dire pour 100 mâles 241 femelles; sur 2139 exemplaires à l'état sauvage, j'ai compté 32,82 p. 100 de mâles et 67,18 p. 100 de femelles, c'est-à-dire sur 100 mâles 204 femelles.

La prépondérance du sexe femelle est marquée dans nombre de familles végétales et est utile aux espèces dans la lutte pour l'existence.

Le triage des fruits, d'après la couleur, les nervures, la grandeur et le poids, nous a montré que les caractères extérieurs ne laissent pas prévoir le sexe. S'il y a des caractères sexuels secondaires qui pourraient le trahir, ils ont échappé jusqu'à présent aux expérimentateurs qui se sont occupés de ces questions. Il y a bien quelques différences dans la proportion des plantes issues de fruits présentant tel ou tel caractère extérieur, mais toutes ces différences se trouvent en dedans des limites de la variabilité ; elles sont dues à des influences accidentelles et des variations individuelles, elles disparaîtraient si l'on opérait plus en grand et laisseraient un résultat constant correspondant à des causes constantes.

Le fait que les plantes de chanvre ont poussé dru ou clairsemé ne produit pas, dans la proportion des sexes, de différence que l'on puisse attribuer à cette circonstance ; nous pouvons en dire autant de la culture des semences ayant germé tôt ou après quatre jours.

En fait de caractères morphologiques, il y a une grande différence de longueur entre les plantes de chanvre des parcelles non fumées et celles des parcelles avec fumure complète. Outre la fumure complète, c'est l'acide phosphorique (donné seul) et l'azote et la chaux (donnés ensemble) qui produisent, par comparaison avec la parcelle non amendée, des plantes passablement plus longues.

Les différents engrais semblent réagir d'une façon identique sur la longueur des deux sexes, toutefois la potasse favorise quelque peu la longueur des mâles.

C'est dans les parcelles non fumées que nous rencontrons la plus grande variabilité dans la longueur des plantes.

Il y a une variabilité de longueur plus considérable dans les plantes issues de graines non triées ; les champs de chanvre sont constitués, non point par un seul type, mais par toute une population de génotypes.

La variabilité dans la longueur est plus grande chez les plantes femelles que chez les plantes mâles, voilà pourquoi l'amplitude de la courbe empirique des femelles est plus étendue.

La différence de longueur entre les deux sexes au moment de la floraison est assez importante : les mâles sont les plus longs. En supposant 100 comme longueur des femelles, les mâles auraient 120. Longtemps après la floraison cette proportion change, elle devient alors d'à peu près 100 à 113.

La comparaison des courbes calculées pour 10 000 individus avec la courbe binominale idéale nous montre une légère asymétrie, asymétrie positive pour les mâles comme pour les femelles ; le coefficient en est plus petit chez les premiers que chez les dernières. Cette asymétrie est certainement due aux conditions extérieures, car des plantes bien nourries dans les parcelles avec fumure complète présentent un coefficient d'asymétrie négatif. L'asymétrie et l'excès dans les courbes de variation se rencontrent tout particulièrement chez les caractères facilement influencés par le hasard des circonstances extérieures.

Pour le poids des plantes, comme pour la longueur, nous avons observé une plus grande amplitude de variation et une plus grande variabilité chez les plantes femelles; leur poids moyen aussi est plus considérable. Si le poids des mâles est représenté par 1, celui des femelles sera de 1,3.

Chez *Rumex acetosa*, la plus grande longueur se trouve dans les parcelles avec potasse et la moindre dans celles avec azote et chaux donnés ensemble. L'oseille est donc une plante dont les besoins sont autres que ceux du chanvre.

De même que pour *Cannabis*, l'amplitude de variation est bien plus étendue chez les plantes femelles; la déviation étalon et le coefficient de variation qui servent de point de comparaison sont partout plus grands pour les mâles.

Pour *Rumex*, les plantes mâles sont et restent plus petites; la proportion de longueur est de 100 pour les mâles à 122 pour les femelles.

La courbe calculée pour 10 000 individus et reportée sur le schéma de la courbe idéale est également un peu asymétrique, mais ici l'asymétrie est négative; ceci nous prouve que la nutrition a été meilleure que celle du chanvre, étant donnés le même terrain et la même fumure.

Comme différence physiologique entre les deux sexes au moment de la floraison, je puis mentionner la différence entre la pression osmotique du suc extrait des mâles et du suc extrait des femelles, étudiés à l'aide de la cryoscopie.

Il semble bien se manifester une différence entre les deux sexes dans la pression osmotique, mais dans un autre sens que Laurent ne l'avait supposé. Pour le moment, mes résultats ne sont guère définitifs, les essais ayant été entrepris sur trop peu d'espèces, sur un trop petit nombre de plantes et à trop peu de stades différents de leur développement. Mes expériences montrent que la concentration du suc des plantes est très variable suivant les individus, la saison, le temps, le sol, bref suivant les conditions extérieures, de sorte que la cryoscopie ne peut donner de résultats satisfaisants que là où l'on tient compte, le plus minutieusement possible, des nombreux facteurs qui peuvent intervenir. Toutefois il me paraît assez intéressant de signaler les résultats que j'ai obtenus jusqu'à présent avec *Cannabis sativa* et *Rumex acetosa* (1), puisque j'ai, autant que possible, tenu compte des variations dues aux individus différents, au stade du développement des plantes, au temps, au terrain, etc.

Soit pour *Rumex acetosa*, soit pour *Cannabis sativa*, la différence de pression osmotique a été d'une demi-atmosphère en aveur des plantes mâles, en 1910, année pluvieuse et froide. Pour *Rumex acetosa* mâle, le point de congélation du suc fut en moyenne — 0°,6337, et la pression osmotique 7,67 atmosphères ; pour les plantes femelles, le point de congélation était en moyenne — 0°,5957, et la pression osmotique 7,21 atmosphères.

Des feuilles prises séparément ont donné la même différence entre les sexes, c'est-à-dire une demi-atmosphère, mais autrement un peu moins que les plantes entières.

Le chanvre présentait des pressions un peu plus élevées : les plantes mâles en moyenne 10,578 atmosphères et les femelles 10,104 atmosphères.

Un litre de suc extrait des mâles contient en substances sèches 10 grammes de plus qu'un litre de suc extrait des plantes femelles. Les cendres sont en plus petite quantité chez les mâles, par conséquent la substance organique subit une augmentation : il y en a 12 grammes de plus par litre de suc que dans les femelles.

La plus forte pression osmotique des mâles sera donc due davantage à des substances organiques, telles que les sucres et les acides organiques, qu'aux sels minéraux. Puisque les substances organiques ont en général un poids moléculaire plus élevé que les sels minéraux, il n'est pas étonnant que l'on trouve chez les mâles un poids moléculaire moyen plus grand que chez les femelles.

---

(1) D'autres expériences sont en cours dans cette direction, je me réserve d'en publier les résultats ultérieurement.

Les substances organiques s'accumulant avec le développement maximum de la plante, les mâles seraient donc à un stade de développement plus avancé que les femelles et la difrence entre la pression osmotique des deux sexes ne constitue nullement une différence essentielle, mais seulement temporaire, due à des degrés divers de développement. Deux individus ayant le même nombre de jours d'existence ne sont pas forcément du même âge au point de vue physiologique. C'est surtout le cas ici, où il s'agit de plantes mâles et femelles ; la plante mâle, ayant terminé le cycle de son développement plus tôt que la femelle, est par conséquent plus avancée au moment de la floraison.

Mes expériences en 1911 confirment assez bien ce que je viens de dire. La belle saison sèche et chaude de l'été 1911 a augmenté considérablement la substance organique dans les plantes en général — mâles et femelles — et les sels minéraux sont en diminution vis-à-vis de l'année précédente.

La plante possède dans ses racines un régulateur admirable qui peut, suivant les besoins, varier l'absorption des sels contenus dans l'eau du sol. Une riche assimilation dans les parties vertes du végétal, telle que nous l'avons vue en 1911, augmente les substances organiques ; par conséquent la plante, quoique laissant entrer moins de sels avec l'eau prise dans le sol, arrive pourtant au même degré de turgescence ou au delà. Or, c'est précisément ce qui s'est réalisé en 1911. Malgré que dans *Cannabis* la proportion des sels minéraux reste en 1911 au-dessous du taux en 1910, les pressions osmotiques de 1911 sont néanmoins plus élevées, grâce à la substance organique, présente en quantité passablement plus importante.

La différence de pression entre plantes mâles et femelles est moins grande que l'année précédente ; il est probable que les plantes examinées n'étaient pas au même point de divergence qu'en 1910, les plantes femelles se trouvaient plus près du sommet de la courbe de leur développement, et les mâles plus avancés sur la courbe descendante.

Tiges et feuilles, examinées séparément, ont donné des résultats très différents. La concentration du suc est beaucoup plus forte dans les feuilles. C'est dans les feuilles que s'élaborent les sucres, et c'est par ces organes surtout que la plante perd de l'eau. L'assimilation d'un côté et la transpiration de l'autre réussissent à concentrer le suc dans les feuilles, à un moment donné.

Dans les tiges des plantes mâles le suc est beaucoup plus concentré que dans les tiges des femelles, grâce aux substances organiques qui s'accumulent là probablement en vue d'une lignification prochaine des cellules.

Lorsque cette lignification a lieu, le suc perd de sa matière organique et les sels minéraux augmentent, ce qui est arrivé dans mes dernières expériences avec les plantes mâles jaunies et passées. C'est alors le début de la décrépitude, qui commence pour les mâles plus d'un mois plus tôt que pour les femelles.

RAPPORTS ANATOMIQUES DU GENRE *ARFEUILLEA*

Par Alfr. LE RENARD

Les premiers descripteurs qui s'occupèrent du genre *Arfeuillea* furent assez embarrassés pour lui donner sa place exacte dans la classification : ils n'avaient pour se baser dans leurs recherches que la tige, les feuilles, et les fruits, et de leur examen incomplet ils avaient cependant pu déduire que ce végétal était bien une Sapindacée. Radlkofer (1), à qui nous devons une étude anatomique si complète de cette grande famille, place l'*Arfeuillea* dans la tribu des Harpulliées, tout en faisant ressortir les analogies qu'il présente avec d'autres genres de la famille, analogies entrevues en France par Franchet. C'est ainsi que pour Radlkofer le fruit de l'*Arfeuillea* rappelle celui du *Kœlreuteria bipinnata* par son péricarpe, bien que dans cette dernière Sapindacée le fruit soit, avec une consistance un peu analogue, de forme assez différente, étant beaucoup plus allongé, et ait un embryon simplement courbé en cercle. Pour le même auteur la graine de l'*Arfeuillea* fait penser, avec son enveloppe velue, à celle de l'*Harpullia Madagascariensis* Radlk. (*Cossignia Madagascariensis* Bail.) et ses feuilles à celles de l'*Haplocœlum inopleum*.

Ayant ainsi à envisager plusieurs genres (*Harpullia*, *Cossignia* et *Kœlreuteria*) répartis en différentes tribus, si l'on s'en rapporte à Radlkofer, il n'est pas inutile de donner d'abord les grandes caractéristiques de ces tribus, pour savoir si nous trouvons ensuite dans les caractères anatomiques des espèces étudiées des points communs ou particuliers. Nous admettons, bien entendu, les caractères de la famille comme bien connus.

---

(1) RADLKOFER. — Sapindaceen *dans* Engler et Prantl (*Die natürlichen Bflanzenfamilien*, t. III, 5); Ueber die Gliederung der Familie der Sapindaceen (*Sitzungsb. d. k. bayer. Ak. d. Wiss.*, t. XX, 1890.)

Les principales tribus en cause, si l'on envisage le point de vue ci-dessus, sont les Harpulliées, les Kœlreutériées et les Cossigniées. Radlkofer leur donne à toutes trois comme caractères communs ceux des Dyssapindacées, c'est-à-dire plusieurs ovules (deux au plus) dans chaque loge, rarement un, et alors épinaste et pendant, par opposition au premier groupe de Sapindacées, les Eusapindacées, où l'ovule unique est hyponaste et dressé.

Dans les Dyssapindacées Radlkofer distingue deux divisions : dans la première, les Dyssapindacées nomophylles et spirolobées, qui contient les Kœlreutériées et les Cossigniées, les feuilles ont une pointe terminale bien développée et des cotylédons plus ou moins enroulés en spirale ; les Kœlreutériées se distinguent des Cossigniées en ce que les premières ont une capsule vésiculeuse, membraneuse, et des fleurs symétriques, tandis que les secondes ont une capsule crustacée, coriace et des fleurs rarement symétriques.

Dans la 2^e^ division des Dyssapindacées, dites anomophylles (et subspirolobées), la pointe terminale est le plus souvent incomplètement développée, les cotylédons courbés (cependant chez l'*Arfeuillea* ils sont distinctement enroulés en spirale). Cette division contient la tribu des Harpulliées caractérisée par son fruit déhiscent.

M. Van Tieghem (1), ne distinguant que trois tribus dans les Sapindacées, suivant le nombre d'ovules, nous n'aurions affaire pour lui qu'à deux tribus : les Kœlreutériées à 2 ovules et les Xanthocérées à 2 rang d'ovules (*Harpullia*).

Le g. *Arfeuillea* se rattacherait à la première tribu par la présence dans chaque loge de 2 ovules superposés, l'un ascendant, l'autre pendant, dont l'un ou l'autre avorte pour ne laisser dans le milieu de chaque loge qu'une graine tantôt pendante, tantôt dressée, suivant l'ovule avorté, de façon qu'un même fruit peut présenter à la fois ces deux modes d'insertion de graines.

Dans le g. *Harpullia* lui-même Radlkofer a établi trois sous-genres : le s.-g. *Euharpullia* Radlk., à fleurs régulières, à pétales sans oreillettes, à sépales persistants, à épiderme foliaire se gélifiant, à style assez court, à graine arillée. Ce sous-genre se divise à son tour en deux sections : 1° la section *Thanatophorus* Radlk., dans laquelle les graines sont isolées dans chacune des loges de l'ovaire. Dans cette section nous avons étudié les *Harp. thanatophora* Bl., *cupanioides* Roxb., l'*H. Cochinchinensis* Pierre, devenu pour M. Lecomte une simple variété de l'*H. cupanioides*, et les *H. imbricata* Thw. et *Blancoi* F. Ville, qui ne sont encore, suivant l'Index de Kew, que des variétés de l'*H. cupanioides* ; 2° la section *Harpulliastrum* Baill., avec 2 graines dans chacune des 2-4 loges de l'ovaire ; sur les deux espèces de cette section, nous avons pris l'*H. alata* F. v. Müll.

---

(1) Van Tieghem. — Traité de botanique, t. II. *Botanique générale*, 1908.

Le deuxième sous-genre, *Otonychium* Radlk., à fleurs régulières, sépales persistants, pétales auriculés, graines sans arille, épiderme ne se gélifiant pas. Il comprend également deux sections : 1° la section *Otonychidium* Radlk., à graine unique dans les loges de l'ovaire. Nous y avons étudié l'*H. pendula* F. v. Müll. ; 2° la section *Eustononychium*, où les graines sont par deux dans chaque loge du fruit ; l'intéressante espèce *H. arborea* Radlk. a attiré notre attention.

Enfin le troisième sous-genre est le s.-g. *Majidea* Radlk., à fleurs symétriques, sépales caducs, pétales sans appendice ne dépassant pas le calice, capsule à 3 loges, graine à écorce poilue, épiderme foliaire ne se gélifiant pas.

Radlkofer rattache, comme nous l'avons vu, le g. *Arfeuillea* à cette tribu des Harpulliées. De récents travaux de M. Lecomte (1) ont montré que la seule espèce constituant ce genre se rattachait à la tribu des Cossigniées par les caractères suivants : Fleurs unisexuées ou hermaphrodites, à 5 sépales inégaux, velus, imbriqués, 7-8 étamines à filet glabre, disque unilatéral, ovaire triquètre, poilu, à 3 sillons, à 3 loges biovulées ; style nul ; stigmate à 3 lobes, légèrement tordus ensemble en spirale ; fruit à 3 ailes papyracées, à veines saillantes, à 3 loges à 2 graines, souvent uniloculaire par avortement ; graines noires, presque globuleuses, abondamment et courtement velues ; embryon enroulé en spirale à radicule engainée dans l'écorce.

Cette description de la fleur et du fruit de l'*Arfeuillea* assigne à ce genre sa place dans le sous-genre *Majidea*, mais aussi le rattache à la tribu des Cossigniées ; aussi, en tenant compte des caractères divergents du sous-genre *Majidea*, nous nous rangeons à l'avis de Baillon en le faisant rentrer dans la tribu des Cossigniées, étudiant ainsi comme représentant de cette tribu le *Cossignia madagascariensis* H. Bail. Nous suivons en cela, du reste, l'opinion de M. Lecomte.

---

(1) H. Lecomte. — Sur une Sapindacée du Siam (*Bull. Soc. bot.*, t. LIX, 1912).

Enfin il reste à indiquer l'espèce examinée dans la tribu des Kœlreutériées. L'*Arfeuillea* s'éloigne des *Kœlreuteria* par ses étamines à filet glabre, ses pétales sans onglet ni appendice, les loges du fruit unies dans toute leur longueur, la graine velue, l'embryon enroulé à radicule engainée dans l'écorce de la graine, un rachis foliaire terminé en pointe et non par une foliole. Comme on a rapproché le fruit de l'*Arfeuillea* de celui du *Kœlreuteria paniculata* Laxm., c'est cette dernière espèce que nous avons choisie comme point de comparaison.

Notre travail a donc pour but de savoir si l'anatomie confirme les rapprochements et les différences signalées entre ces plantes de même famille mais de tribus diverses.

Rappelons en quelques mots les caractéristiques générales au point de vue anatomique de la famille des Sapindacées. Ce sont : la présence dans la tige d'un anneau de sclérenchyme d'origine péricyclique, les ponctuations simples dans les vaisseaux et le prosenchyme ligneux, la formation superficielle du liège, les stomates entourés de cellules irrégulièrement disposées, la présence d'oxalate de calcium sous forme de macles ou de cristaux simples ; la gélification fréquente de l'épiderme foliaire, l'aspect souvent papilleux de ce même épiderme sous la face inférieure des feuilles, l'apparition de minces cloisons verticales ou horizontales dans les cellules épidermiques des feuilles ; la présence d'un hypoderme sous l'épiderme supérieur des feuilles, l'apparition de fibres de sclérenchyme dans le mésophylle, des poils sécréteurs et tecteurs de forme et d'aspect variés (1).

Nous commencerons l'analyse de nos espèces par celle de l'espèce en litige, l'*Arfeuillea arborescens* Pierre, seule espèce du genre, analyse faite sur de très beaux échantillons rapportés du jardin de Buitenzorg par M. Lecomte, lors de sa mission scientifique en Asie orientale.

---

(1) Solereder. — Systematische Anatomie der Dicotyledonen, t. I.

Arfeuillea arborescens Pierre.

TIGE. — Sur la coupe transversale de la tige, on trouve dans l'écorce en allant de dehors en dedans : tout extérieurement du liège, ensuite des éléments à parois minces, allongés tangentiellement et serrés, puis des cellules arrondies et de nouveau des éléments allongés, partout lâchement disposés, laissant entre eux aux angles un méat. Suivent une zone continue, mais d'épaisseur irrégulière de cellules scléreuses et une zone de quelques assises de tissu cellulaire lâche représentant des formations secondaires de l'écorce.

Le liber est à éléments assez grands, en îlots allongés, étroits, très nombreux et enserrés par de multiples rayons médullaires.

Dans le bois, les fibres sont assez épaisses, amassées entre les nombreux rayons médullaires en files irrégulières peu nombreuses, les vaisseaux sont également peu nombreux, disposés soit isolément, soit en files radiales parfois assez longues.

La moelle est légèrement sclérifiée avec des îlots d'éléments scléreux à parois très épaisses, canaliculées.

Les cristaux d'oxalate de calcium se rencontrent dans les cellules de l'écorce, dans celles des rayons médullaires du liber où elles forment des files verticales le plus souvent d'un seul rang de cellules.

PÉDONCULE DE L'INFLORESCENCE. — A mesure qu'on se dirige vers les inflorescences, l'écorce augmente d'épaisseur ; le liège disparaît et fait place à un épiderme à cellules légèrement saillantes, papilliformes, avec de nombreux poils unicellulaires, fasciculés, rayonnants. Le parenchyme cortical devient plus lâche, le sclérenchyme disparaît, on trouve des faisceaux libéro-ligneux distincts et une moelle abondante sans cellules scléreuses, ni traces de sclérification ; à la terminaison, au voisinage de la fleur, il n'existe plus comme éléments ligneux que des trachées et du liber, groupés en un petit nombre de faisceaux séparés par de larges rayons médullaires.

FEUILLE. — *Rachis foliaire.* — A la base du rachis, on observe un épiderme à une seule assise de cellules avec une cuticule un peu épaisse qui pénètre latéralement entre les cellules; une large zone de collenchyme avec de fins méats intercellulaires, riche en cristaux d'oxalate et présentant çà et là d'énormes cellules scléreuses isolées; trois méristèles, deux latéro-supérieures, cylindriques, disposées en face l'une de l'autre, ouvertes du côté interne et plus petites que la troisième à peu près centrale, située au-dessous d'elles, également circulaire avec une petite ouverture du côté supérieur. Chacune de ces méristèles présente, accolée à la face externe de chaque faisceau libéro-ligneux, une plaque de fibres péricycliques non lignifiées (collenchyme libérien); ces faisceaux étroits, à vaisseaux peu nombreux, lâchement disposés, sont dépourvus de fibres ligneuses et séparés entre eux par des rayons médullaires qui se fusionnent en dedans avec une moelle à éléments non sclérifiés, mais contenant comme l'écorce quelques grandes cellules scléreuses. Un peu plus haut, dans le rachis, ces méristèles se fusionnent, l'ensemble prend la forme triangulaire et la structure devient analogue à celle de la tige : l'écorce, moins épaisse, cesse d'être collenchymateuse, les fibres péricycliques se lignifient et forment autour du liber un triangle continu à base tournée vers la face supérieure du pétiole; le bois apparaît également continu, mais plus épais et plus riche en fibres sur les côtés supérieur et inférieur; il va en diminuant d'épaisseur vers les deux angles de la base du triangle, où il est réduit à quelques fibres et quelques vaisseaux; les rayons médullaires sont bien moins nombreux que dans la tige, ce qui donne au bois un aspect plus dense, très petits et très courts, formés seulement d'une seule file de cellules beaucoup plus étroites que les fibres ligneuses; les vaisseaux sont grands, plus nombreux que dans la tige, isolés ou en files radiales; la moelle est légèrement sclérifiée. Dans l'écorce et les rayons médullaires les cristaux d'oxalate sont nombreux. L'épiderme présente çà et là des poils simples, unicellulaires, à sommet recourbé.

Pétiolule. — La structure des pétioles secondaires se rapproche de celle du rachis au voisinage de sa base. Cependant, en dehors de la différence de taille, on constate qu'il n'existe ici qu'un groupe de faisceaux disposé comme le groupe central de faisceaux de la base du rachis. En effet on trouve le même épiderme avec quelques poils simples unicellulaires, la même écorce avec cristaux d'oxalate et grosses cellules scléreuses, le même bois, la même moelle également avec grosses cellules scléreuses ; mais ici, soit dans l'écorce, soit dans la moelle, ces cellules scléreuses sont moins abondantes que dans le rachis.

Au point où le pétiole se rattache à la feuille la structure interne se modifie de même façon qu'elle se modifie dans le rachis lorsqu'on remonte vers la partie supérieure de cette portion de la feuille, la seule différence se trouve dans la disposition des fibres péricycliques lignifiées qui, entourant complètement les faisceaux libéro-ligneux, envoient du côté inférieur de la nervure un trabécule vers le bois et s'accolent ensuite aux faisceaux ligneux sur leurs pointes latérales de façon à diviser le liber en trois parties isolées : un îlot supérieur et deux îlots latéro-inférieurs.

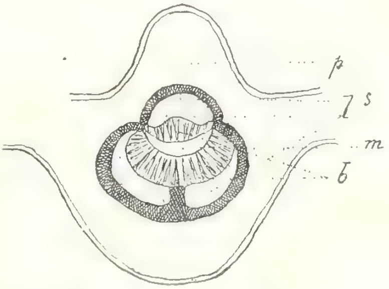


Fig. 1. — Coupe schématique de la partie supérieure du pétiolule d'*Arfeuillea arborescens* Pierre : *p*, parenchyme cortical ; *s*, sclérenchyme ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

Limbe. — En projection l'épiderme inférieur se montre à cellules polygonales irrégulières, à bords sensiblement rectilignes et présente des stomates ovales, allongés, moyens, assez nombreux, situés au niveau de l'épiderme ; de ce côté l'épiderme des nervures devient légèrement papilleux ; l'épiderme supérieur offre des cellules de même forme mais plus grandes. Sur la coupe de la feuille les épidermes supérieur et inférieur apparaissent formés d'une seule assise de cellules rectangulaires, de taille moitié plus grande dans l'épiderme supérieur, qui a une cuticule plus épaisse. Les cellules stomatiques sont de même hauteur que les cellules épidermiques voisines.

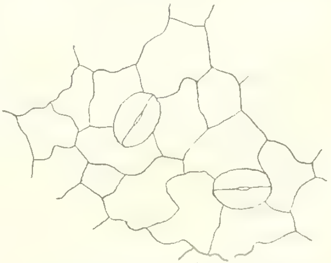


Fig. 2. — Stomates de l'*Arfeuillea*.

Le tissu palissadique est serré et formé de cellules étroites, allongées, disposées parallèlement entre elles, et son épaisseur dépasse un peu la moitié de celle de la feuille. Le tissu lacuneux est formé de cellules grosses, arrondies, ne laissant entre elles que de petites lacunes ; aussi les chambres sous-stomatiques sont-elles petites.

Sans vouloir faire l'anatomie complète de la fleur notons cependant les remarques suivantes : les poils fasciculés du pédicelle floral se continuent sur la face externe des sépales ; la face interne de ces sépales présente un épiderme papilleux avec des poils simples, unicellulaires ; les pétales, très petits, sont caducs ; les étamines à filet glabre ; le disque glabre est formé d'un amas de tissu cellulaire assez dense à petits éléments uniformes, avec quelques vaisseaux spiralés, recouvert d'un épiderme à petites cellules polygonales, rectangulaires sur la coupe ; l'ovaire présente vers son milieu trois petites saillies circulaires superposées, séparées par de légers sillons, portant chacune une rangée de poils en faisceaux dressés vers le sommet de l'ovaire ; les stigmates en sont dépourvus.

Fruit. — L'étude anatomique du fruit est particulièrement intéressante. Le follicule présente vers l'extérieur un épiderme très mince, à grandes cellules polygonales irrégulières à bords rectilignes, avec des stomates petits et rares et des poils unicellulaires en faisceaux formés de deux ou plusieurs poils diver-

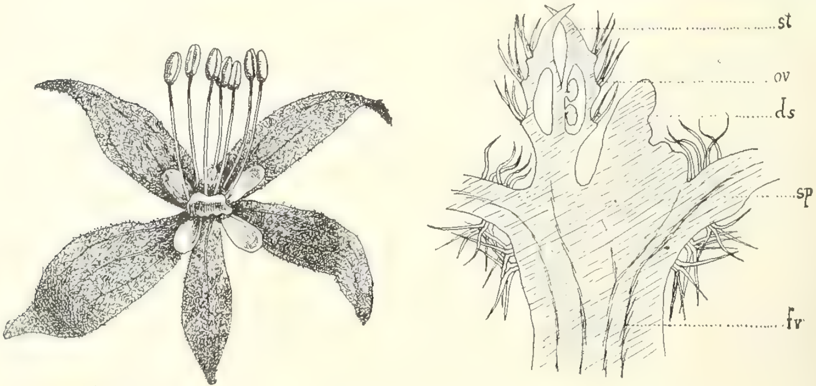


Fig. 3. — Fleur d'*Arfeuillea*, grossie, et coupe verticale mi-schématique du réceptacle et de l'ovaire de cette fleur : *st*, styles ; *ov*, ovaire ; *ds*, disque ; *sp*, sépale ; *fv*, faisceaux libéro-ligneux.

gents accolés à leur base ; cet épiderme se gélatinise au contact de l'eau, et les poils semblent alors implantés dans une substance amorphe ; les poils sont surtout abondants sur les nervures. Sous cet épiderme se trouvent plusieurs assises de cellules lignifiées, minces, très longues, effilées à leurs extrémités, un peu ondulées, disposées parallèlement en faisceaux plus ou moins divergents et ondulés, à la surface desquels circule sans y pénétrer le tissu conducteur qui consiste le plus souvent en faisceaux de vaisseaux spiralés avec un peu de liber. Enfin, formant la face interne du follicule, et par cela même de la feuille carpellaire, un épiderme lisse et mince à cellules polygonales irrégulières bien plus petites que celles de la face externe.

L'enveloppe de la graine comprend en allant de dehors en

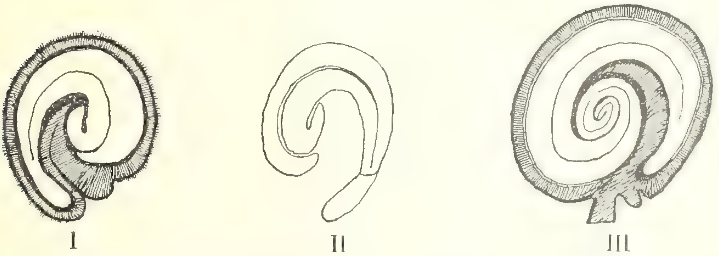


Fig. 4. — I, coupe de la graine d'*Arfeuillea* ; II, embryon du même isolé ; III, coupe de la graine de *Cossignia pinnata* (cette dernière d'après Baillon).

dedans : un épiderme très mince à très petites cellules polygonales, muni de nombreux poils simples, unicellulaires, isolés, dressés, qui donnent à la graine un aspect velouté, puis une couche de cellules allongées, parallèles entre elles, dressées perpendiculairement à la surface de la graine ; ces cellules, vues par leurs extrémités, forment un réseau de polygones irréguliers. Au-dessous, du côté du hile, se présente une couche épaisse et très dense de cellules sclérifiées presque globuleuses, à parois très épaisses, disposées sur plusieurs rangs presque réguliers ; vers la profondeur cette couche devient moins serrée et se transforme en une zone lâche de cellules scléreuses, très irrégulièrement rameuses, qui se joignent par les extrémités de leurs ramifications de façon à laisser entre elles des espaces vides irréguliers. En s'éloignant du hile pour aller vers les côtés de la graine, cette zone lâche est remplacée par une couche très peu épaisse de cellules ramifiées plus petites qui semblent non lignifiées.

TRIBU DES **HARPULLIÉES**

GENRE **HARPULLIA** Radlk.

SOUS-GENRE 1. — **EUHARPULLIA** Radlk.

SECTION 1. — **THANATOPHORUS** Radlk. (G. THANATOPHORUS Zipp. ed. Bl.)

Harpullia Thanatophora Bl.

Les échantillons proviennent de la Nouvelle-Guinée.

TIGE. — Sur la coupe transversale l'épiderme paraît constitué par des cellules rectangulaires épaissies sur les côtés externes et latéraux. Le parenchyme cortical offre de dehors en dedans : 1° une couche dépassant la moitié de l'épaisseur de l'écorce, de cellules collenchymateuses polygonales, irrégulières, quelques-unes quadrangulaires, à parois épaissies sur tout leur contour, fort peu aux angles, où leur réunion laisse souvent un méat triangulaire ; cette partie de l'écorce est riche en cristaux d'oxalate de calcium ; 2° une zone étroite formée de grandes cellules à parois minces, plutôt allongées tangentiellement renfermant de l'oxalate en macles ; 3° une zone également étroite de fibres péricycliques plutôt grandes, à parois épaisses, qui çà et là présentent, intercalés, des paquets de cellules scléreuses à parois très épaisses, parcourues par des canalicules radialement dirigés. Le liber se montre formé d'éléments criblés disposés sur une ou deux files radiales séparées par des rayons médullaires à éléments plus grands que ceux du tissu criblé et remplis de cristaux d'oxalate ; çà et là dans le liber se voient des petits paquets de cellules scléreuses semblables, comme forme et dimensions, à celles de la zone péricyclique sclérifiée.

Le bois, compact, est formé de fibres petites, en files radiales de quelques rangées séparées par des rayons médullaires, constitués par un ou deux rangs de cellules de même diamètre que les fibres ligneuses et qui s'en distinguent à l'œil presque uniquement par la visibilité de leurs ponctuations. Çà et là, dans ce bois compact, des vaisseaux d'assez grand diamètre, presque toujours isolés, rarement accouplés par deux. Enfin, au centre, une moelle à grands éléments légèrement sclérifiés, ponctués et offrant çà et là des paquets de ces grandes cellules scléreuses à parois canaliculées déjà signalées ailleurs. La moelle contient des cristaux d'oxalate.

FEUILLE. — *Rachis foliaire.* — Le rachis est constitué à la base, après réunion des trois méristèles, par un épiderme à cellules à parois épaissies en dehors et latéralement, avec des poils simples réunis en faisceaux étoilés. Puis vient une large zone de collenchyme avec de nombreuses cellules scléreuses à parois très épaissies, canaliculées et de nombreux cristaux d'oxalate. Cette zone est séparée du liber par une ou deux assises de cellules à parois minces (écorce secondaire). Les groupes de faisceaux libéro-ligneux sont disposés en un croissant presque fermé dont les extrémités libres et le côté convexe présentent des faisceaux plus volumineux. Dans chacun de ces faisceaux on constate une plaque externe de collenchyme libérien, du liber proprement dit, du bois à vaisseaux prismatiques peu serrés et rayons médullaires étroits; ceux-ci s'arrêtent du côté externe, tantôt avant de traverser le collenchyme libérien, tantôt après l'avoir traversé, rejoignant alors le parenchyme cortical de formation secondaire; collenchyme et rayons médullaires sont bourrés de cristaux d'oxalate. Entre les groupes de faisceaux, de larges plages médullaires font communiquer l'écorce et la moelle, qui est à éléments minces non sclérifiés, mélangés d'amas nombreux et assez volumineux de ces grosses cellules scléreuses semblables à celles du parenchyme cortical.

A la partie supérieure du rachis, la zone corticale se réduit à quelques assises de cellules parenchymateuses sans cellules scléreuses, entourant un cercle de fibres péricycliques lignifiées, puis viennent le liber et le bois à fibres petites, serrées, avec de très gros vaisseaux épars, isolés ou unis par deux, et des rayons médullaires à une file de cellules sensiblement de même diamètre que les fibres ligneuses, de telle sorte que les rayons médullaires se découvrent plus facilement en remontant à leur origine dans le liber. La moelle est à grands éléments : les cellules scléreuses ont disparu, seuls les cristaux d'oxalate se retrouvent dans le parenchyme cortical et la moelle.

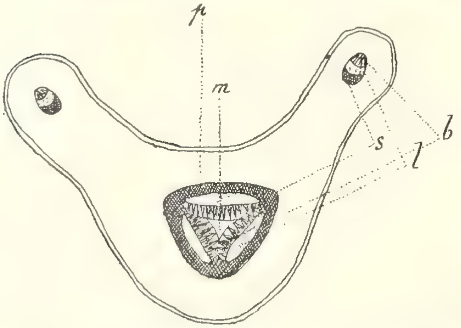


Fig. 5. — Coupe schématique de la partie supérieure du pétiolule d'*Harpullia thanatophora* Bl. ; *p*, parenchyme cortical ; *s*, sclérenchyme ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

Pétiolule. — Dans le pétiole secondaire on retrouve à la base une structure analogue à celle de la base du rachis ; un peu plus haut les faisceaux libéroligneux se réunissent en triangle, le collenchyme libérien l'entourant d'une ceinture triangulaire continue qui se lignifie bientôt en remontant dans le pétiolule. Celui-ci, étant ailé, comporte en outre la présence de deux faisceaux indépendants, qui suivent, un de chaque côté, ses bords libres. Dans la moelle et dans l'écorce se trouvent des cristaux, dans la moelle seule de grosses cellules scléreuses isolées ou en amas.

Limbe. — En projection les cellules des deux épidermes se montrent polygonales, irrégulières, à bords sensiblement rectilignes ; les stomates sont petits, assez nombreux, avec quatre cellules annexes encadrant les quatre faces du stomate.

L'épiderme supérieur offre des cellules à coupe quadrangulaire. Le tissu palissadique atteint la moitié de l'épaisseur de la feuille, avec deux rangs superposés de cellules assez courtes, passant par une diminution de la longueur des cellules de la rangée inférieure aux cellules du tissu lacuneux, petites, serrées, ne laissant entre elles que de petits vides et des chambres sous-stomatiques, réduites aux dimensions des cellules stomatiques ; celles-ci sont situées au niveau de l'épiderme

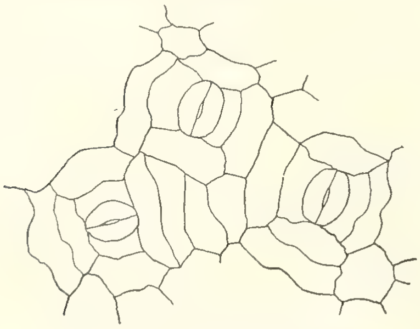


Fig. 6. — Stomates d'*Harpullia thanatophora* Bl.

et ont la même épaisseur que les cellules épidermiques, qui se montrent sur la coupe semblables à celles de l'épiderme supérieur, mais moitié plus petites.

Péricarpe. — Le péricarpe se trouve avoir la même constitution que celle que nous donnons plus loin en détail pour l'*Harpullia arborea*. Cependant la zone médiane, le mésocarpe, étant plus épaisse, les cellules de cette région, au lieu d'être simplement arrondies, sont allongées perpendiculairement aux faces de la feuille carpellaire; de plus, les fibres de la partie interne sont plus courtes, à parois plus épaissies et canaliculées comme dans les cellules scléreuses.

Harpullia cupanioides Roxb.

Nous avons examiné quatre échantillons de cette espèce : un, sous le vrai nom de *Harp. cupanioides* Roxb., provenant pour le fruit et l'inflorescence de Calcutta, pour la tige et les feuilles de l'Australie; un autre, sous le nom de *Harp. Cochinchinensis* Pierre, considérée par M. Lecomte comme une simple variété de l'*Harp. cupanioides* ; le troisième était étiqueté *Harp. imbricata* Thw., originaire de Ceylan, et le quatrième, *Harp. Blancoi* F. Vill., cueilli à Manille. Ces deux dernières appellations sont indiquées dans l'Index Kewensis comme synonymes d'*Harp. cupanioides*. C'est pour ce fait que nous les avons réunies dans une même étude, où nous prendrons successivement chaque partie pour les quatre plantes.

Tige. — Chez l'*Harp. cupanioides* elle est ainsi constituée : un épiderme à cuticule mince, à cellules rectangulaires sur la coupe, avec des poils simples unicellulaires en faisceaux ; une zone de collenchyme à cellules allongées verticalement, à laquelle s'ajoutent en dedans deux assises de cellules à parois minces contenant de gros cristaux d'oxalate (endoderme) ; un anneau irrégulier de sclérenchyme à éléments à parois assez épaisses, à lumière souvent assez grande, avec çà et là des ilots de cellules scléreuses; quelques assises de cellules de parenchyme ordinaire, un peu allongées dans le sens vertical (écorce secondaire) ; les éléments libériens; le bois à fibres nombreuses, assez grosses, à parois peu épaisses, avec rayons médullaires indistincts et gros vaisseaux épars, isolés; la moelle qui, constituée à la périphérie par de petits éléments légèrement sclérifiés, devient au centre formée d'un certain nombre de petites cellules plus ou moins anguleuses contenant de gros cristaux d'oxalate, et de grandes cellules à parois minces, parfois allongées et rayonnant alors autour d'îlots de cellules scléreuses allongées verticalement et souvent disposées en séries verticales irrégulières, sinueuses. L'ornementation de ces cellules scléreuses est variable : elles sont ou ponctuées ou couvertes de longues stries obliques, nombreuses et plus ou moins parallèles.

Les rayons médullaires sont remplis d'oxalate.

Dans l'*Harp. Cochinchinensis* le collenchyme cortical est plus lâche, les cellules scléreuses sont plus abondantes dans l'anneau de sclérenchyme, les fibres du bois sont plus minces et plus grandes, les vaisseaux plus souvent réunis par deux ou trois, les îlots de cellules scléreuses de la moelle sont plus compacts, ces cellules elles-même étant à parois plus épaisses, canaliculées.

L'*Harp. imbricata* se rapproche du précédent, mais le bois présente ici de nombreux vaisseaux souvent rapprochés à plusieurs et dans la moelle les files verticales de cellules ne sont pas composées de cellules scléreuses qui semblent manquer tout à fait.

Dans l'*Harp. Blancoi* on retrouve les caractères de l'*Harp. imbricata* et la différence consiste en la présence dans la moelle de faisceaux de cellules scléreuses à parois minces, à lumière grande; les stries de la paroi de ces cellules sont courtes, peu nombreuses et souvent remplacées, parfois dans la même cellule, par des ponctuations.

Pédoncule de l'inflorescence. — Nous n'avions comme échantillons que les pédoncules de l'inflorescence des *Harp. cupanioides* et *Blancoi*, et dans les deux la structure est la même. Ce pédoncule diffère de la tige par l'absence de liège, par un collenchyme à plus grands éléments venant au contact du sclérenchyme qui lui-même touche le liber, par le bois avec des vaisseaux plus nombreux, plus rapprochés, par la moelle avec des îlots plus petits et moins nombreux d'éléments sclérifiés, mais sans cellules scléreuses, ni cellules nettement rayonnantes autour des îlots sclérifiés.

FEUILLE. — *Rachis foliaire.* — Dans l'*Harp. cupanioides*, dès que les trois méristèles se sont réunies et qu'est apparu le sclérenchyme, les faisceaux libéro-ligneux disposés presque circulairement ont le même aspect que dans le pédoncule de l'inflorescence, mais le sclérenchyme et ces faisceaux sont séparés en plusieurs endroits par de larges espaces médullaires, la moelle est également comme dans le pédoncule floral. En remontant le rachis cet aspect se modifie en ce sens que le collenchyme disparaît et que l'anneau de sclérenchyme devient continu.

Le rachis foliaire des *Harp. cochinchinensis* et *imbricata* est semblable au précédent, soit à sa base, soit dans sa partie supérieure, mais la moelle contient des cellules scléreuses.

Pétiolule. — Nous n'avons étudié que celui de l'*Harp. imbricata*. La structure diffère très peu de celle du rachis; à la base les faisceaux sont entourés de collenchyme cortical et munis de collenchyme libérien en anneau continu, qui se lignifie plus haut; la moelle qui existe sur toute la longueur du pétiolule ne contient pas de cellules scléreuses.

Limbe. — Dans les quatre échantillons d'*Harpullia* la structure foliaire est la même. L'épiderme supérieur est à cellules polygonales, irrégulières, à bords ondulés avec une cuticule finement striée et quelques pores assez gros dans les sinuosités du contour; l'épiderme inférieur est à cellules semblables mais plus petites, avec nombreux stomates, ovales, munis de deux cellules annexes latérales parallèles à l'ouverture du stomate.

Sur la coupe, l'épiderme supérieur se montre formé de cellules rectangulaires très allongées, au-dessous desquelles le tissu palissadique, qui n'occupe que le tiers de l'épaisseur de la feuille, apparaît constitué par deux rangées de cellules; dans la première rangée celles-ci sont presque cubiques, irrégulières;

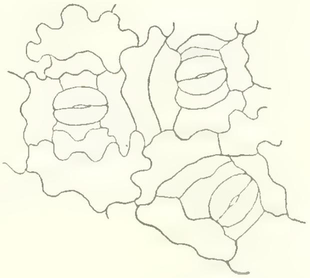


Fig. 7. — Stomates d'*Harpullia cupanioides* Roxb.

dans la seconde elles deviennent arrondies du côté inférieur, établissant un passage au tissu lacuneux où les cellules allongées horizontalement sont rangées en piliers plus ou moins obliques et plus ou moins confluents, laissant entre eux de vastes lacunes et des chambres sous-stomatiques bien développées. L'épiderme inférieur offre également des cellules à coupe quadrangulaire, environ trois fois plus petites que celles de l'épiderme supérieur, avec des cellules stomatiques de leur épaisseur, les stomates se trouvant au niveau de l'épiderme.

Le tissu conducteur est représenté dans les nervures par un anneau de sclérenchyme entourant le bois et le liber, anneau qui disparaît dans les ramifications entièrement plongées dans le mésophylle.

PÉRICARPE. — Sa coupe est semblable en tous points à celle du péricarpe de l'*Harpullia arborea*.

SECTION 2. — **HARPULLIASTRUM** Baill.

Harpullia alata F. Müll.

L'échantillon de cet *Harpullia* provient d'Australie.

TIGE. — La zone de parenchyme cortical est peu épaisse, à cellules allongées tangentiellement, légèrement collenchymateuses. Puis vient une bande d'épaisseur irrégulière de cellules scléreuses, épaisses, lignifiées, située à une certaine distance du liber dont elle est séparée par les formations secondaires de l'écorce. Ce liber précède des faisceaux ligneux, à fibres assez épaisses, à contour polygonal irrégulier, en bandes étroites souvent réduites à une seule file d'éléments, séparées par de nombreux rayons médullaires distincts, à cellules assez grandes, à parois minces. Les vaisseaux sont assez nombreux, disséminés, soit isolés, soit accolés par deux ou trois quand ils sont de grande taille, soit réunis en plus grand nombre quand leur taille est petite et alors disposés en files radiales ou en petits îlots irréguliers. La moelle, légèrement sclérifiée, est à cellules de grandeur croissant sensiblement en allant de la périphérie vers le centre, où les éléments parenchymateux se présentent disposés en groupes de quelques petites cellules à peu près circulaires entourés de grandes cellules allongées, rayonnant autour des groupes de petites cellules, de façon à former des rosettes. On trouve çà et là dans la moelle, des faisceaux de sclérenchyme peu volumineux. Les petites cellules médullaires, les rayons médullaires et le parenchyme cortical contiennent des cristaux d'oxalate de calcium, ceux qui bourrent les rayons médullaires étant fort petits.

Pédoncule de l'inflorescence. — La structure du pédoncule floral ne diffère que fort peu, au moins dans sa partie inférieure, de celle de la tige. L'épiderme encore intact présente des poils en faisceaux étoilés ; le parenchyme cortical est moins épais, plus collenchymateux ; le cercle de cellules scléreuses de l'écorce arrive au contact du liber, et la moelle ne présente plus distinctement les rosettes de cellules dont nous parlions tout à l'heure.

Feuille. — *Pétiolule.* — Je n'ai pu me procurer de rachis foliaire et, les folioles étant sessiles, l'étude du pétiole se réduit à celle de l'entrée des faisceaux dans la nervure centrale de la feuille. A ce moment on rencontre en allant de dehors en dedans : un épiderme papilleux avec quelques rares poils fasciculés sur la face inférieure du pétiole, une zone mince de collenchyme qui passe au parenchyme ordinaire, un anneau fermé de sclérenchyme contigu vers les extrémités latérales à l'anneau ligneux de telle sorte que le liber est ainsi circonscrit sur deux lignes, une en haut, l'autre en bas, entre le bois et le sclérenchyme ; au centre du bois une bande de parenchyme médullaire à grands éléments non sclérifiés.

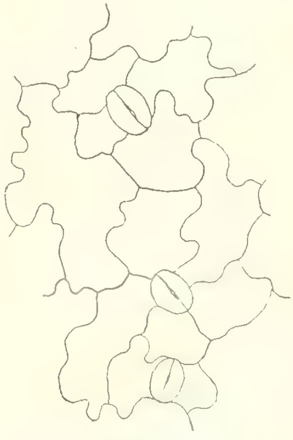


Fig. 8. — Stomates d'*Harpullia alata* Fr. Müll.

Limbe. — L'épiderme supérieur est à cellules polygonales irrégulières, à côtés sinueux ; l'épiderme inférieur présente les mêmes cellules polygonales irrégulières, sinueuses, mais plus petites, avec nombreux stomates, petits, non saillants. Sur la coupe du limbe, les cellules des deux épidermes se montrent rectangulaires, celles du côté supérieur étant beaucoup plus grandes et bombées vers le dehors ; le tissu palissadique, qui ne dépasse pas la moitié de l'épaisseur de la feuille, est formé de cellules courtes à peine plus hautes que celles de l'épiderme en contact, souvent rétrécies dans leur milieu en sablier, et disposées sur deux rangs, auxquels s'ajoute en dessous un rang irrégulier de cellules sphériques, qui commence le tissu lacuneux, lâche, à éléments sensiblement horizontaux, avec de grandes chambres sous-stomatiques ; les cellules stomatiques occupent toute la hauteur des cellules épidermiques.

PÉRICARPE. — La structure est semblable à celle du fruit d'*Harpullia arborea* dont on verra plus loin la description.

SOUS-GENRE 2. — **OTONYCHIUM** Radlk. (G. OTONYCHIUM BL.)

SECTION 3. — **ONOTYCHIDIUM** Radlk.

Harpullia pendula Fr. Müll.

Pour cette plante, les feuilles et les fleurs proviennent du Jardin Botanique de Calcutta, le péricarpe a été pris sur un échantillon d'Australie.

TIGE. — L'écorce comprend : le liège qui remplace un épiderme à une rangée de cellules avec de nombreux poils en faisceaux étoilés ; une zone peu épaisse de parenchyme oxalifère à cellules plutôt petites, un peu allongées tangentiellement, à parois minces, avec de petits méats intercellulaires (donc pas de collenchyme) ; puis un anneau de fibres péricycliques mélangées de grosses cellules scléreuses isolées ou réunies en amas ; en dedans de cet anneau se trouvent cinq à six assises de cellules analogues à celles du parenchyme cortical externe mais à éléments plus petits et moins allongés.

Le liber présente de petits îlots de fibres disséminés dans toute son épaisseur, occupant souvent toute la largeur d'un faisceau libérien et limités alors par les rayons médullaires ; ceux-ci sont constitués par une seule file radiale de cellules bourrées de petits cristaux d'oxalate de calcium.

Le bois est formé de fibres petites, à parois épaisses, avec de gros vaisseaux épars ou réunis par deux ou trois en files radiales; les rayons médullaires sont ici à une ou deux files de cellules, mais ces dernières sont bien plus longues et un peu plus larges que les éléments du liber. La moelle est à grandes cellules légèrement sclérifiées, avec çà et là des éléments souvent allongés verticalement et à parois plus épaisses; on trouve dans cette moelle de très nombreux cristaux d'oxalate assez volumineux occupant des cellules disposées par files verticales.

Pédoncule de l'inflorescence. — La structure interne du pédoncule de l'inflorescence est semblable à celle de la partie supérieure du rachis foliaire : les épidermes sont analogues, mais le parenchyme cortical est formé de cellules à parois minces, laissant entre elles des méats; il existe un anneau de sclérenchyme en contact avec le liber; le bois, très mince, ne présente que des vaisseaux spiralés avec quelques éléments libériens; la moelle à grands éléments avec méats n'est pas sclérifiée.

Feuille. — *Rachis foliaire.* — A la base, ce rachis est constitué par un épiderme à une seule rangée de cellules, à paroi externe épaissie, légèrement saillantes en dehors, avec quelques poils en faisceaux étoilés, entourant une large zone de collenchyme à éléments inégaux, sans méats intercellulaires; ce collenchyme devient à éléments plus petits et à parois épaisses en se rapprochant des faisceaux libéro-ligneux et contient à ce niveau, particulièrement en face des rayons médullaires, quelques cellules scléreuses isolées ou assemblées en petits groupes. Ces faisceaux nombreux sont disposés en triangle arrondi, fermé, à base tournée vers la face supérieure du rachis; ils présentent du collenchyme libérien. Le bois, qui ne contient que des vaisseaux nombreux et distants et aucune fibre lignifiée, entoure une moelle à grands éléments minces avec çà et là quelques-uns légèrement sclérifiés.

Des cristaux d'oxalate se rencontrent dans l'écorce, les rayons médullaires et la moelle; dans cette dernière ils sont en macles. Dans la partie supérieure du rachis, la zone collenchymateuse se réduit d'épaisseur, les parois des cellules deviennent plus minces et il existe des méats; le sclérenchyme forme un anneau continu de fibres mêlées de grandes cellules scléreuses comme dans la tige, mais cet anneau est en contact direct avec le liber peu épais, qui ne contient plus que quelques rares cellules scléreuses, petites; le bois devient abondant en fibres lignifiées et est semblable à celui de la tige ; la moelle à petits éléments sur sa périphérie devient vers le centre à grandes cellules et forme des rosettes constituées par des cellules sphériques entourées de cellules plus grandes, allongées, rayonnant autour d'elles.

Pétiolule. — Les pétioles secondaires sont constitués comme le rachis; ils n'en diffèrent que par la moindre épaisseur du collenchyme cortical; à la base, on constate l'absence de sclérenchyme, la présence d'un anneau continu de collenchyme libérien, la moelle non sclérifiée, mais plus haut le collenchyme libérien se lignifie.

Limbe. — L'épiderme inférieur est à cellules polygonales, irrégulières, à bords sinués. Les stomates sont assez nombreux, moyens. L'épiderme supérieur est également à cellules polygonales irrégulières, mais à bords plus épais que dans les cellules inférieures et sensiblement rectilignes. Sur la coupe, les deux épidermes se présentent sous une forme rectangulaire, les cellules de l'épiderme supérieur ayant une cuticule plus épaisse, celles de l'épiderme inférieur moitié moins hautes que les précédentes; les stomates sont situés au niveau de l'épiderme et les cellules stomatiques ont la même hauteur que celles de l'épiderme. Le tissu palissadique est formé de deux assises de cellules à bords parallèles, allongées verticalement, très serrées, occupant la moitié de l'épaisseur de la feuille; le tissu lacuneux, dense, est formé de cellules sphériques sur cinq ou six assises avec de petites lacunes et des chambres sous-stomatiques également fort petites.

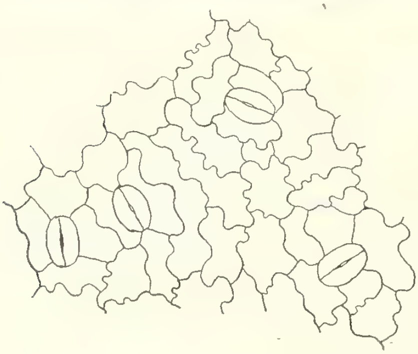


Fig. 9. — Stomates d'*Harpullia pendula* Fr. Müll.

Sur la face inférieure des nervures principales on rencontre quelques faisceaux étoilés de poils.

Péricarpe. — Je renvoie encore ici, pour la structure de l'enveloppe du fruit, à la description du péricarpe de l'*Harpullia arborea.*

Section 4. — EUSTONONYCHIUM Radlk.

Harpullia arborea Radlk.

L'échantillon examiné provenait d'Indo-Chine.

Tige. — L'écorce comprend le liège avec son assise génératrice qui succède à un épiderme simple avec de nombreux faisceaux de poils rayonnants ; une zone de parenchyme à éléments inégaux, à parois minces, légèrement collenchymateux, avec des méats ; les cellules du centre de cette zone sont allongées verticalement ; celles de la périphérie, soit externes, soit internes, sont courtes, cubiques ; un anneau continu, épais, irrégulier de fibres péricycliques, serrées, assez grosses, à lumière étroite, avec îlots disséminés de grandes cellules scléreuses ; en dedans de cet anneau, plusieurs assises de cellules parenchymateuses de même aspect que celles de la zone contiguë externe de l'écorce (formation secondaire) ; un liber à grands éléments avec rayons médullaires nombreux, peu distincts, à cellules minces allongées, remplies de cristaux d'oxalate.

Le bois est à fibres petites avec rayons médullaires nombreux, à une seule file de cellules un peu plus grandes que les fibres et légèrement allongées radialement, et de gros vaisseaux épars, le plus souvent isolés, parfois réunis à plusieurs sur une courte file radiale, et alors souvent aplatis du côté où ils se touchent. La moelle est à éléments très inégaux, ceux de la périphérie étant toujours de petite taille, ceux du centre de dimensions très variables, disposés par endroits en rosaces formées d'un amas de cellules moyennes, souvent sclérifiées, entouré de cellules allongées rayonnant autour de lui. Sur la coupe verticale, les éléments sclérifiés de la moelle se montrent allongés et souvent réunis bout à bout de façon à former dans cette moelle des files verticales tortueuses, qui semblent au premier abord des vaisseaux laticifères.

La moelle et les rayons médullaires sont remplis de cristaux octaédriques d'oxalate de calcium.

Pédoncule floral. — Dans le pédoncule de l'inflorescence l'écorce se modifie de façon à présenter un épiderme légèrement papilleux à un rang de cellules avec une cuticule assez épaisse et des poils simples unicellulaires fasciculés; au-dessous un parenchyme cortical lâche à grands éléments inégaux sensiblement sphériques; la zone de sclérenchyme est toujours continue, mais elle devient irrégulière, mince, lâche, à grands éléments, à parois peu épaisses, mêlés de cellules scléreuses. Le liber est par endroits en contact direct avec le sclérenchyme, il offre des rayons médullaires à grandes cellules ; le bois est également à fibres plus grandes, à parois plus minces, avec vaisseaux moins nombreux, plus étroits; les rayons médullaires sont moins distincts; la moelle est à cellules moins inégales, et les éléments sclérifiés sont semblables aux autres : on n'y observe pas de rosaces.

Feuille. — *Pétiolule.*—N'ayant pas eu entre les mains de rachis foliaire, je n'ai pu examiner que le pétiole secondaire. Dans celui-ci, on trouve un épiderme à deux rangs de cellules, l'externe légèrement papilleux à cuticule assez épaisse avec nombreux poils simples, unicellulaires, soit isolés, soit le plus souvent en groupes; en dessous une large zone de collenchyme en contact direct avec un anneau continu de collenchyme libérien entourant les faisceaux libéro-ligneux dont il épouse la forme. Ceux-ci, assez nombreux, composés d'une bande étroite de liber et de quelques vaisseaux, sont disposés en un demi-cercle presque fermé, à diamètre situé vers la face supérieure du pétiolule ; ces faisceaux sont séparés par des rayons médullaires relativement larges, communiquant avec une moelle peu développée à éléments lâches aucunement sclérifiés et méats intercellulaires. Au moment de pénétrer dans la feuille, le sclérenchyme remplace le collenchyme libérien.

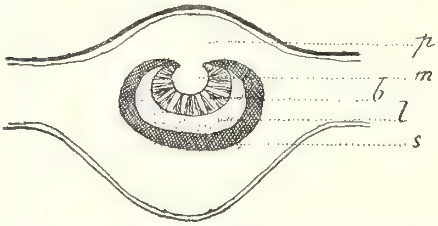


Fig. 10. — Coupe schématique du pétiolule d'*Harpullia arborea* Radlk. ; *p*, parenchyme cortical : *m*, moelle ; *b*, bois ; *l*, liber : *s*, sclérenchyme.

Limbe — L'épiderme supérieur est formé de cellules polygonales irrégulières à bords légèrement sinués; l'épiderme inférieur présente des cellules de même forme, mais plus petites et à bords plus ondulés; les stomates sont petits, nombreux, sans cellules annexes; on rencontre quelques poils en faisceaux sur les deux faces de la feuille, plus abondamment sur les nervures de la face inférieure.

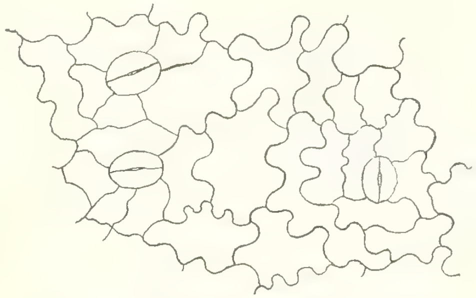


Fig. 11. — Stomates d'*Harpullia arborea.*

Sur une coupe de la feuille, les cellules des deux épidermes offrent une forme rectangulaire, mais celles de l'épiderme supérieur sont trois fois plus hautes que celles de l'épiderme inférieur et munies d'une cuticule assez épaisse. Le tissu palissadique, occupant le tiers de la hauteur de la feuille, est formé de trois assises de cellules superposées, serrées; les cellules de l'assise supérieure un peu plus allongées que celles des deux assises inférieures, qui ne sont guère plus hautes que les cellules de l'épiderme sus-jacent. Le tissu lacuneux présente des cellules rectangulaires, courtes, allongées parallèlement aux faces de la feuille, avec des méats assez grands et des chambres sous-stomatiques bien développées, au-dessus desquelles les cellules stomatiques se montrent de même hauteur que les cellules épidermiques voisines.

Le tissu conducteur dans les grandes nervures est constitué par un anneau aplati de sclérenchyme à grands éléments, à peine ouvert vers le haut, où il est en contact avec le bois, mais séparé de celui-ci en bas par une étroite bande de liber. Dans l'échancrure du sclérenchyme, et pénétrant dans le bois, se trouve un peu de moelle sclérifiée en continuité avec le parenchyme cortical. Dans les petites nervures, ce tissu conducteur se réduit à une masse de sclérenchyme entourant un peu de liber et quelques vaisseaux ligneux.

Péricarpe. — Le péricarpe est assez épais et coriace. Sur la coupe du fruit, on voit que son enveloppe est ainsi constituée : un épiderme à petites cellules rectangulaires, à cuticule mince avec quelques faisceaux épars de poils simples, unicellulaires ; un hypoderme formé de quelques assises de cellules également petites, mais de forme plus irrégulière ; une zone comprenant presque toute l'épaisseur du péricarpe et représentée par un parenchyme lâche, formé de grandes cellules polygonales, irrégulières, à parois très minces, avec méats intercellulaires, contenant souvent soit des macles, soit des cristaux octaédriques d'oxalate ; puis quelques assises de cellules plus petites, toutes remplies de cristaux d'oxalate, sur lesquelles s'appuie une autre assise de cellules, un peu allongées tangentiellement, scléreuses, à parois très épaisses et canaliculées, suivie d'une couche assez épaisse de cellules très longues, à extrémités effilées, en un mot de fibres ; ces fibres, disposées sur plusieurs rangs parallèlement entre elles et aux surfaces de la feuille carpellaire mais perpendiculairement à l'axe du fruit, sont à parois fortement scléreuses, épaisses, non canaliculées et incrustées de tout petits cristaux d'oxalate. Au niveau de l'union des bords des feuilles carpellaires, ces fibres disparaissent peu à peu et sont remplacées par des assises de petites cellules rectangulaires, courtes, disposées régulièrement et se transformant en liège progressivement de dehors en dedans. Tout à fait en dedans, sur la face interne de la feuille carpellaire, existe un épiderme à petites cellules, qui se dissocie facilement.

Dans la masse du parenchyme lâche, une certaine quantité de ses cellules sont sclérifiées, mais toujours à parois minces incrustées de rares cristaux minuscules d'oxalate ; cependant ces cellules sclérifiées sont plus abondantes et souvent à parois un peu plus épaisses dans la partie interne de la zone parenchymateuse, où se trouve le tissu conducteur, et, au voisinage des bords des carpelles, où leur nombre augmente encore, leurs parois s'incrustent de poussière d'oxalate ; même dans cet endroit, dans la partie interne du parenchyme, on ne trouve plus que des cellules scléreuses à parois épaisses canaliculées. Le tissu conducteur est représenté par des méristèles situées dans l'axe du fruit, qui envoient des rameaux dans les feuilles carpellaires ; ce tissu est toujours constitué par un demi-anneau de sclérenchyme ouvert vers la face interne du carpelle ; du liber en contact vers le dehors avec le sclérenchyme, vers le dedans avec le parenchyme lâche; d'assez nombreux vaisseaux spiralés, groupés en cercle entourant quelques cellules de parenchyme médullaire. Le tissu conducteur est toujours séparé des cellules sclérifiées de la masse parenchymateuse par une zone de parenchyme normal.

SOUS-GENRE 3. — **MAJIDEA** Radlk. (G. MAJIDEA Kirk).

TRIBU DES **COSSIGNIÉES**

Cossignia Madagascariensis H. Bn.

Les feuilles ont été recueillies à Madagascar (Sainte-Marie) et les fruits à Vesco (Madagascar).

TIGE. — Liège assez épais. Parenchyme cortical à cellules irrégulières et inégales, à parois minces. Un anneau continu et irrégulier de sclérenchyme à éléments, les uns petits, à lumière étroite et parois très épaisses, les autres plus grands, à lumière large, à parois peu épaisses, mêlés de nombreux amas de grandes cellules à parois minces, allongées tangentiellement. En dedans de cet anneau une zone de parenchyme à cellules à parois minces, allongées tangentiellement, disposées assez régulièrement. Un liber à grands éléments avec nombreux rayons médullaires peu distincts, élargis vers la périphérie où ils se confondent avec la zone parenchymateuse interne de l'écorce, de telle sorte que les faisceaux libériens se terminent en pointe du côté externe.

Bois à fibres petites, serrées, avec très nombreux rayons médullaires à éléments plus larges, allongés radialement et disposés sur une seule file; vaisseaux assez volumineux, peu nombreux, épars, isolés, rarement rapprochés en très courtes files radiales de trois, quatre ou cinq au plus. Le bois est parcouru par des cercles irréguliers et flexueux formés de plusieurs rangs de cellules plus grandes à parois minces, ponctuées, analogues à celles du parenchyme médullaire; elles entourent aussi les vaisseaux, rendant ainsi les fibres ligneuses comme en faisceaux entourés de parenchyme. Moelle à petites cellules à la périphérie, à grandes cellules dans le milieu où quelques éléments plus petits et légèrement sclérifiés servent de centre à des rosettes peu distinctes.

On trouve des macles d'oxalate dans l'écorce et des cristaux octaédriques dans la moelle et les rayons médullaires.

Feuille. — *Rachis.* — A l'insertion du rachis on distingue trois méristèles qui se fusionnent un peu plus haut, de telle sorte qu'à sa base le rachis est constitué par : un épiderme à une seule assise de cellules légèrement papilleuses avec une cuticule assez épaisse ; une zone épaisse de collenchyme ; un anneau interrompu de sclérenchyme, séparé du liber par quelques assises de collenchyme ; des faisceaux libéro-ligneux, très nombreux et étroits, disposés en triangle à angles très arrondis, à base supérieure ; du bois formé de fibres assez volumineuses à lumière assez grande et de vaisseaux petits à parois épaisses ; des rayons médullaires et une moelle périphérique, tous deux collenchymateux ; une moelle centrale à grands éléments à parois assez épaisses avec des méats. Collenchyme cortical, rayons médullaires et moelle sont remplis de cristaux d'oxalate, parfois en macles, le plus souvent octaédriques ; ces cristaux sont surtout abondants au voisinage de l'anneau de sclérenchyme ; dans la moelle, certains de ces cristaux, octaédriques, sont contenus isolément dans des cellules plus petites que les autres, ayant l'apparence de cellules sécrétrices.

A la partie supérieure, le rachis devient triangulaire et grêle ; l'épiderme est plus papilleux avec une cuticule plus épaisse ; le parenchyme cortical n'est plus formé que de cellules à parois minces avec méats ; l'anneau de sclérenchyme est plus épais, plus dense, plus régulier et en contact direct avec le liber ; le bois plus compact, avec des fibres plus nombreuses, de gros vaisseaux assez abondants, des rayons médullaires indistincts ; la moelle reste à grands éléments mais à parois minces, offrant çà et là quelques cellules sécrétrices.

Pétiolule. — Les pétioles secondaires, courts, sont arrondis ; leur structure interne ne diffère de celle de la partie supérieure du rachis que par la diminution de l'épaisseur de l'anneau de sclérenchyme, qui est interrompu à la base du pétiole du côté supérieur, où les extrémités libres se recourbent jusqu'à toucher les faisceaux libéro-ligneux, et continu vers le sommet du pétiole. Les faisceaux libéro-ligneux sont disposés en cercle aplati presque complet et formés de quelques éléments libériens et de quelques files isolées de petits vaisseaux rayonnant autour d'une moelle réduite à quelques cellules séparées par de larges rayons médullaires.

Limbe. — L'épiderme supérieur est à cellules polygonales irrégulières, à bords sinués, avec des pores isolés et rares; l'épiderme inférieur présente les mêmes cellules, mais plus petites et à bords plus ondulés; les stomates situés au niveau de l'épiderme sont ovales, nombreux.

Sur la coupe les deux épidermes montrent des cellules rectangulaires mais moitié moins grandes et moitié moins larges dans l'épiderme inférieur. Le tissu palissadique est formé de deux rangs de cellules : dans la rangée supérieure les cellules sont allongées verticalement et serrées; dans la rangée inférieure elles sont lâches, beaucoup moins longues, passant ainsi au tissu lacuneux formé de cellules arrondies avec des lacunes peu développées et des chambres sous-stomatiques petites, limitées extérieurement par des cellules stomatiques un peu plus grandes que les cellules épidermiques voisines. Le tissu conducteur a l'aspect que nous avons déjà trouvé dans la partie supérieure du pétiolule.

PÉRICARPE. — Le péricarpe, mince et d'aspect parcheminé, offre une structure des plus intéressantes. On trouve en allant de dehors en dedans : un épiderme à grandes cellules à parois minces, puis plusieurs assises de grandes fibres allongées parallèlement à l'axe du fruit, à parois minces incrustées de minuscules cristaux épars d'oxalate ; cette couche de fibres est parcourue par des faisceaux de vaisseaux spiralés et çà et là certaines de ces fibres sont munies de très minces cloisons transversales, limitant de petites cellules remplies de cristaux octaédriques d'oxalate; enfin, en dedans, formant la couche la plus interne, des cellules arrondies, minces, se gélifiant.

TRIBU DES **KŒLREUTERIÉES**

Kœlreuteria paniculata Laxm.

Les feuilles provenaient de Corée et le fruit du Japon.

Tige. — Sur la coupe transversale on aperçoit : le liège; une couche mince de collenchyme, à cellules petites, à parois d'abord très épaisses, devenant minces dans la partie interne de la couche ; une zone peu large de parenchyme lâche, à cellules à parois très minces ; dans cette zone se trouvent des files verticales de cellules un peu allongées verticalement et colorées en brun jaunâtre ; un endoderme à deux rangs de cellules rectangulaires allongées tangentiellement ; un cercle continu, presque régulier, de fibres à parois épaisses, à lumière très petite, avec çà et là quelques cellules scléreuses plus grandes, parfois allongées tangentiellement, à parois canaliculées ; en dedans quelques assises de cellules irrégulières à parois minces. Dans toute l'épaisseur de l'écorce l'oxalate se rencontre en macles ou en cristaux octaédriques.

Puis viennent : le liber, imprégné d'une substance jaunâtre, avec des rayons médullaires indistincts ; le bois, formé de fibres petites, à lumière assez grande, serrées, avec des méats ponctiformes aux angles, de gros vaisseaux peu nombreux, isolés, épars, et des rayons médullaires assez distincts à cellules rectangulaires un peu allongées radialement ; la moelle formée, à la phériphérie de petits éléments, au centre de grands éléments à peu près sphériques à parois minces, avec petits méats, souvent allongés et disposés alors en rayonnant autour de petits groupes de cellules beaucoup plus petites, plus nettement polygonales, à parois plus épaisses, légèrement sclérifiées, plus fortement ponctuées que dans les cellules voisines et disposées en files verticales irrégulières, simulant des canaux sécréteurs. La moelle et les rayons médullaires sont remplies de cristaux octaédriques d'oxalate.

Pédoncule de l'inflorescence. — Ce dernier présente tout d'abord un épiderme formé de deux à trois assises irrégulières de cellules arrondies à parois épaisses, sclérifiées ; le parenchyme cortical et le sclérenchyme sont comme dans la tige avec une moindre épaisseur ; le liber est en contact direct avec le sclérenchyme ; le bois, peu développé, est à fibres plus volumineuses ; les vaisseaux sont plus nombreux, souvent en files radiales décroissant de grandeur de la périphérie au centre ; la moelle est comme dans tige.

Feuille. — *Rachis.* — A la base le rachis est constitué par une masse volumineuse de collenchyme à petits éléments, à parois assez épaisses, remplis de macles, avec de petits méats ; il est entouré par un épiderme à une assise de cellules avec une cuticule externe assez épaisse et quelques poils simples unicellulaires abondants sur la face supérieure du rachis ; en dedans ce collenchyme cortical est en contact avec des paquets de collenchyme libérien correspondant aux faisceaux libéro-ligneux, qui sont assez nombreux, disposés en triangle aplati à angles saillants et arrondis : ces faisceaux, séparés par de larges espaces de parenchyme collenchymateux, sont composés de liber et de quelques vaisseaux peu serrés, sans fibres ligneuses et entourent une moelle également collenchymateuse, mais à éléments plus grands et moins épais que ceux de la région corticale. Là, comme dans l'écorce, ce collenchyme contient des macles. En remontant dans le rachis on observe les modifications suivantes : le collenchyme cesse avant d'atteindre le sclérenchyme, qui forme un anneau complet séparé de lui par une zone de grands éléments irréguliers à parois minces, à angles à peine épaissis ; les faisceaux libéro-ligneux sont plongés du côté interne dans un parenchyme à petits éléments irréguliers, sclérifiés comme la moelle à sa périphérie ; au centre cette moelle est à grands éléments où se retrouvent des rosettes comme dans la tige.

Pétiolule. — Le pétiolule, à sa base, a une structure assez semblable à celle du rachis dans sa partie moyenne, mais l'anneau formé par les faisceaux libéro-ligneux n'est plus continu et l'anneau de sclérenchyme qui l'entoure est également interrompu où s'interrompt l'anneau libéro-ligneux ; la moelle ne présente pas de rosettes. Au point d'insertion du limbe de la feuille la structure du pétiolule est la même, cependant l'épiderme est légèrement papilleux avec des poils simples épars sur toute sa surface ; l'anneau de sclérenchyme devient continu et le bois présente de courtes files ou de petits amas de vaisseaux, séparés par de nombreux espaces médullaires.

Limbe. — L'épiderme supérieur est à cellules polygonales, assez régulières, le plus souvent à quatre faces, à bords rectilignes ; l'épiderme inférieur est à cellules polygonales, irrégulières, à bords un peu sinueux ; les stomates sont ovales, allongés, assez nombreux.

Sur la coupe l'épiderme supérieur se présente sous forme de cellules assez régulièrement quadrangulaires, à face externe un peu bombée, avec une cuticule assez épaisse ; l'épiderme inférieur avec des cellules un peu arrondies, de dimensions variées, légèrement papilleuses, à cuticule mince ; il présente trois sortes de poils : les uns, simples, unicellulaires, sont, ou implantés naturellement, ou situés sur une émergence et entourés à leur base d'une ceinture de papilles saillantes ; les autres, pluricellulaires, massifs, situés le plus souvent sur les petites nervures, sont très courts, ovoïdes, et sortent de petites dépressions de l'épiderme ; les cellules stomatiques sont de même hauteur que les cellules épidermiques voisines et au même niveau que ces cellules. Le tissu palissadique est formé de deux rangs de cellules presque cubiques, serrées, à peu près de même hauteur que les cellules de l'épiderme sus-jacent ; le tissu lacuneux comprend des petites cellules à plusieurs pointes, laissant entre elles de petites lacunes, et les chambres sous-stomatiques sont peu développées ; le tissu conducteur est représenté par quelques vaisseaux accompagnés d'un paquet de sclérenchyme.

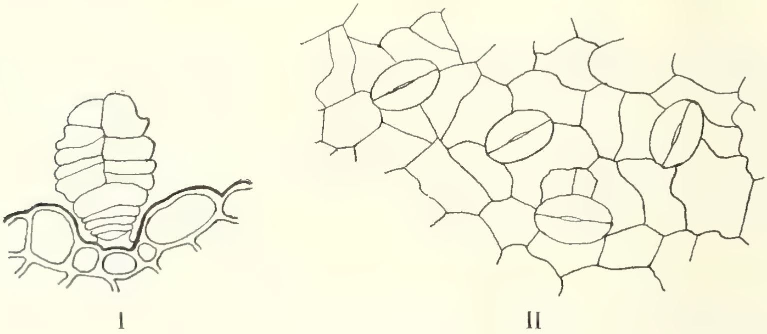


Fig. 12. — I, poil massif de *Kœlreuteria paniculata* Laxm. ; II, stomates du même.

Péricarpe. — Ce dernier, mince, papyracé, est de constitution assez simple : il présente en dehors un épiderme à cellules polygonales, irrégulières, à bords presque rectilignes, irrégulièrement quadrangulaires sur la coupe, avec çà et là quelques stomates ; en dedans de la feuille carpellaire un autre épiderme à grosses cellules polygonales irrégulières, à bords très épais, fortement ondulés, arrondies sur la coupe, à parois épaisses, lignifiées, et plus hautes que celles de l'épiderme externe. Entre les deux se trouve un parenchyme de cellules grosses, irrégulières, un peu allongées perpendiculairement à l'axe du fruit, laissant entre elles des lacunes assez grandes. Les cloisons du fruit, qui ne s'élèvent dans son intérieur qu'à moitié de sa hauteur, présentent sur les deux faces ce même épiderme à parois lignifiées. Le tissu conducteur consiste en quelques faisceaux libéro-ligneux entourés d'un anneau complet et assez épais de sclérenchyme.

COMPARAISON DES DIVERS GENRES

Nous avons donné au commencement de cette étude les caractères anatomiques les plus généraux de la famille des Sapindacées, il ne nous reste plus qu'à faire ressortir les ressemblances et les différences fournies par la comparaison des représentants des différents groupes examinés. On obtient les résultats suivants.

Le collenchyme cortical fait défaut dans la tige dans l'*Arfeuillea*, le *Cossignia madagascariensis* et l'*Harpullia pendula*; sa présence est au contraire constante dans toutes les autres espèces d'*Harpullia* considérées et dans le *Kœlreuteria paniculata*.

Les formations péricycliques sont représentées presque uniquement par des cellules scléreuses à parois canaliculées dans le g. *Arfeuillea* et dans l'*Harpullia alata*; partout ailleurs ces cellules scléreuses forment des îlots dans le sclérenchyme fibreux, qui peut, à son tour, être constitué ou par des fibres à parois minces, à lumière assez grande (*Harpullia cupanioides*) ou par des fibres à parois épaisses, à lumière très étroite (*Kœlreuteria paniculata*), ou encore par un mélange de ces deux sortes de fibres (*Cossignia madagascariensis*); quelques-unes des cellules scléreuses peuvent être allongées tangentiellement (*Kœlreuteria* et *Cossignia*).

Partout on constate en dehors du sclérenchyme la présence d'un double endoderme bourré d'oxalate, et en dedans de ce même sclérenchyme, sur les rameaux assez âgés, du parenchyme cortical de formation secondaire.

L'écorce contient de l'oxalate de calcium presque toujours en cristaux simples, quelquefois en macles (*Kœlreuteria*, *Cossignia*, *Harpullia thanatophora*) ; dans le *Kœlreuteria* elle présente en outre la particularité de contenir dans sa zone médiane des rangées verticales et irrégulières de cellules allongées verticalement, à contenu et parois colorés en brun jaunâtre.

Le liber est à éléments de grandeur variable, en général de taille plutôt grande, particulièrement dans l'*Arfeuillea*, le *Cossignia* et l'*Harpullia arborea*. Ce liber peut contenir soit des fibres analogues aux fibres péricycliques ou en îlots (*Harp. pendula*). ou isolées, soit de grosses cellules scléreuses également groupées ou isolées (*Harp. thanatophora*).

Les rayons médullaires sont formés d'une seule file de cellules, rarement plus, sur toute leur longueur, aussi bien dans le bois que dans le liber ; cependant dans le *Cossignia madagascariensis*, certains de ces rayons médullaires s'élargissent vers leur extrémité périphérique, de telle sorte que les faisceaux libériens se terminent en pointe vers le dehors ; dans l'*Arfeuillea* les faisceaux libériens sont également un peu rétrécis vers le dehors par l'élargissement des rayons médullaires à leur extrémité externe, mais le phénomène est bien moins accentué que dans le *Cossignia*. Les rayons médullaires contiennent toujours des cristaux d'oxalate.

Le bois est dense, formé de fibres à lumière, tantôt grande et alors les fibres sont grandes et à parois minces (*Harp. cupanioides*), tantôt étroite et alors lés fibres sont petites et à parois épaisses (*Coss. madagascariensis*, *Kœlreut. paniculata*). Les vaisseaux sont gros, épars, presque toujours isolés, très rarement groupés, peu nombreux sauf dans l'*Harp. alata*.

Le *Cossignia madagascariensis* présente dans son bois une particularité bien remarquable : c'est la présence d'anneaux irréguliers et concentriques de tissu conjonctif analogue au parenchyme des rayons médullaires.

La moelle, presque toujours quelque peu sclérifiée, présente des anomalies qui peuvent être de trois sortes. Elle peut contenir soit des paquets de cellules scléreuses, arrondies, à parois canaliculées (*Arfeuillea*, *Harp. thanatophora*), soit des cellules scléreuses allongées verticalement et à parois ornées de stries (*H. cupanioides*), qui se superposent en files verticales irrégulières plus ou moins longues, comme dans la troisième et dernière disposition où les files irrégulières, ramifiées, rappelant des canaux sécréteurs, sont formées de cellules arrondies ou polyédriques à parois ponctuées, légèrement sclérifiées. Les cellules du parenchyme médullaire qui entourent ces formations s'allongent, prennent autour d'elles une disposition rayonnante ; sur la coupe transversale de la tige l'ensemble prend l'aspect d'une rosette. La moelle contient toujours des cristaux d'oxalate, souvent beaucoup plus abondants dans ces cellules en files verticales.

La tige, en se prolongeant dans la direction des inflorescences, présente quelques modifications de peu d'importance qui sont sensiblement les mêmes pour toutes les plantes que nous avons vues ; la sclérification tend à disparaître bien avant d'arriver à l'inflorescence, aussi bien dans l'écorce que dans la moelle chez l'*Arfeuillea* et le *Cossignia* ; dans toutes les espèces d'*Harpullia* le sclérenchyme remonte très haut ; la moelle reste le plus souvent avec les éléments scléreux qu'elle présentait dans la tige ; enfin un caractère général à ce niveau est l'absence ou tout au moins l'apparition très tardive de formation corticale secondaire.

L'étude de la feuille comprend, comme nous l'avons vu, celle du rachis, qui, dans ces genres, est terminé par une pointe très apparente, et celles du pétiolule et du limbe.

Au point d'insertion du rachis on voit que celui-ci est uniquement constitué par une masse homogène de collenchyme dans laquelle pénètrent trois méristèles, deux latérales et une médiane ; ces trois méristèles se rejoignent presque tout de suite et les faisceaux se disposent en un triangle à angles d'abord arrondis et saillants, puis simplement arrondis ; plus haut les faisceaux prennent une disposition circulaire avec un plan de symétrie antéro-postérieur, disposition qui se modifie encore plus loin avec des arrangements variables avec les espèces. Au moment de la réunion des méristèles le collenchyme disparaît au centre et entre les faisceaux libéro-ligneux : on voit apparaître de la moelle et du collenchyme libérien ; le collenchyme cortical disparaît ensuite à son tour, remplacé par du parenchyme lâche, tandis que le collenchyme libérien fait place à du sclérenchyme lignifié. La moelle, lorsqu'elle réapparaît, conserve les caractères qu'elle présente dans la tige.

Le pétiolule diffère du rachis en ce qu'à son point d'insertion il n'y a qu'une seule méristèle formée de faisceaux disposés en cercle, par conséquent il existe un parenchyme médullaire normal ; cependant à la base du pétiolule, comme à la base du rachis, les formations péricycliques ne se lignifient qu'un peu au-dessus du point d'attache de ce pétiolule ; il est à remarquer que, dans le *Kœlreuteria paniculata* et le *Cossignia madagascariensis*, le manque de sclérification n'est pas absolu et il existe des fibres péricycliques lignifiées au point d'insertion de la feuille sur le rachis. Signalons encore que dans les *Harp. alata* et *thanatophora* qui ont les pétiolules ailés on constate dans cette partie de la feuille l'existence de trois groupes de faisceaux bien distincts : l'un, médian, pour la nervure, et les deux autres, latéraux, beaucoup plus petits, un dans le bord de chaque aile.

L'examen du limbe foliaire montrera quelque variété. L'épiderme est toujours à cellules polygonales irrégulières, mais les épidermes des deux faces de la feuille sont semblables ou dissemblables. Dans le premier cas les cellules peuvent être des deux côtés, soit à bords sinueux ondulés, les cellules inférieures étant plus petites et plus fortement ondulées que les cellules supérieures (*Harp. alata*, *arborea*, *cupanioides*, *Cossignia madagascariensis*), soit à bords rectilignes (*Arfeuillea arborescens*, *Harp. thanatophora*) ; dans le cas où les cellules sont de forme différente, l'épiderme supérieur est à cellules à bords rectilignes, (*Harp. pendula*), parfois de forme quadrangulaire (*Kœlreuteria paniculata*), tandis que l'épiderme inférieur offre des cellules à bords ondulés.

Partout les stomates sont ovales, nombreux, situés au niveau de l'épiderme, avec des cellules stomatiques de même hauteur que les cellules épidermiques voisines. Il est à remarquer que dans l'*Harp. thanatophora* il existe 4 cellules annexes, entourant les 4 faces du stomate, et dans l'*Harp. cupanioides* 2 cellules annexes parallèles à l'ouverture du stomate.

Le tissu palissadique est formé de cellules allongées dans les *Cossignia*, *Arfeuillea*, *Harp. thanatophora* et *pendula*, de cellules courtes, souvent même presque cubiques dans les *Harp. cupanioides*, *alata*, *arborea*, et dans le *Kœlreuteria paniculata*.

La forme du tissu lacuneux n'est pas sous la dépendance de celle du tissu palissadique, car on peut observer : un tissu palissadique court avec de grandes lacunes dans les *Harp. cupanioides*, *alata*, *arborea* ; un tissu palissadique allongé avec de très petites lacunes dans l'*Arfeuillea*, les *Harp. thanatophora*, *pendula*, le *Cossignia madagascariensis* ; tandis que le *Kœlreuteria paniculata* offre un tissu palissadique court avec des lacunes petites.

Les chambres sous-stomatiques ont des dimensions en rapport avec celles des lacunes du tissu adjacent.

Le tissu conducteur est représenté dans les nervures principales par des faisceaux libéro-ligneux entourés d'un anneau de sclérenchyme, qui disparaît presque toujours dans les nervioles plongées dans le mésophylle où le tissu conducteur consiste en quelques vaisseaux spiralés accompagnés de quelques éléments libériens.

La structure de la fleur présente quelque intérêt au point de vue de la forme des poils qu'on peut y observer.

Dans l'*Arfeuillea* les poils fasciculés qu'on observe en abondance sur le pédicelle floral remontent sur les sépales et recouvrent leur face externe, tandis que la face interne de ces mêmes organes ne présente que des poils simples ; on peut voir également sur l'ovaire trois anneaux superposés de poils fasciculés, dressés, insérés sur les saillies transversales que présente l'ovaire.

Dans la plupart des *Harpullia* les sépales portent également sur la face externe des poils fasciculés en étoiles, longs, brunâtres, relativement peu serrés, tandis que sur leur face interne les poils, toujours en faisceaux, sont courts, incolores, frisés, très serrés, appliqués sur l'épiderme qu'ils couvrent d'un feutrage dense. Les cellules du parenchyme sous-jacentes à cet épiderme sont toutes bourrées de cristaux d'oxalate. Le réceptacle et l'ovaire présentent des poils de même sorte que ceux de la face externe des sépales ; mais sur l'ovaire, qu'ils recouvrent complètement, ils sont tous dressés.

Dans le *Cossignia madagascariensis*, les poils des deux faces des sépales sont à peu près semblables : ce sont des poils en faisceaux étoilés, mélangés de poils glanduleux très courts ; cependant les poils de la face externe des sépales sont plus longs que ceux de la face interne ; l'ovaire est également hérissé de poils dressés.

Dans le *Kœlreuteria paniculata* les sépales ne portent sur leurs faces que quelques poils épars, simples, unicellulaires ; mais sur les bords des sépales, outre ces poils simples, on trouve des poils colorés pluricellulaires, massifs, un peu allongés, pédicellés et portés sur des denticulations du bord du sépale ; l'ovaire est encore ici couvert de poils dressés.

Quant à la structure du fruit des trois genres examinés, elle est fort différente pour chacun d'eux.

Dans le genre *Harpullia* cette structure est relativement compliquée, mais très uniforme dans les diverses espèces ; il n'y a guère quelque différence que dans l'épaisseur du mésocarpe. On y trouve entre deux épidermes un hypoderme, un parenchyme lâche, très épais, à grandes cellules dont un grand nombre sont sclérifiées et une couche de fibres lignifiées.

Dans l'*Arfeuillea* et le *Cossignia* la structure est semblable : plusieurs assises de fibres lignifiées comprises entre deux épidermes, mais dans le premier ces fibres sont en faisceaux ondulés et divergents, tandis que dans le second elles sont parallèles et droites.

Enfin dans le *Kœlreuteria* la paroi ne contient pas de fibres : c'est une couche de tissu lâche à grosses cellules un peu allongées comprises entre deux épidermes, l'un extérieur à petites cellules, l'autre intérieur à grosses cellules lignifiées.

Comme dernières particularités, signalons que l'écorce de la graine porte dans le *Cossignia* et l'*Arfeuillea* des poils courts simples, unicellulaires, et que dans ces deux genres la fleur présente un disque unilatéral.

En résumé l'*Arfeuillea* se rapproche des *Harpullia*, par l'*Harp. thanatophora*, ayant comme lui : une tige à écorce sans collenchyme, mais contenant des macles d'oxalate, une moelle à cellules scléreuses, des cellules épidermiques foliaires à bords sensiblement rectilignes, un tissu palissadique à cellules allongées avec tissu lacuneux à petites cavités, des fibres lignifiées dans la paroi du péricarpe. Mais ces caractères anatomiques communs sont d'importance secondaire et il existe des différences plus importantes que j'ai déjà signalées plus haut.

L'étude faite montre que l'*Arfeuillea* a aussi des affinités avec le *Kœlreuteria*, mais les différences l'emportent sur les affinités et empêchent un rapprochement immédiat.

L'*Arfeuillea* se trouve donc être intermédiaire entre les *Cossignia* et les *Harpullia*, mais les affinités anatomiques le rapprochent davantage du premier que du second et le font ranger sans hésitation dans la tribu des Cossigniées. En effet on constate dans les deux plantes étudiées, outre les caractères taxinomiques communs, les rapports anatomiques suivants : dans la tige, l'absence de collenchyme cortical et la présence dans cette écorce de cristaux d'oxalate en macles ; dans la feuille, un tissu palissadique à cellules allongées avec des lacunes petites ; dans le péricarpe une même constitution, c'est-à-dire une couche de fibres entre deux épidermes ; dans la graine la présence de poils sur l'écorce de cette graine.

Les matériaux de ce travail proviennent de l'herbier du Muséum et ont été mis obligeamment à ma disposition par M. Lecomte, à qui j'adresse mes remerciements. L'étude en a été faite dans le Laboratoire d'Organographie et de Physiologie végétales du Muséum, dirigé par M. Van Tieghem que je prie de vouloir bien accepter l'expression de ma vive reconnaissance.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Énergie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclairements, par E. **Rosé** 1
Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés, par C. **Servettaz** 111
Description anatomique de quelques espèces du genre Cotylédon, par A. **Dauphiné** 225
Différenciation des tissus dans le bourgeon végétatif du *Cordaites ligulatus*, par O. **Lignier** 233
Recherches sur la variabilité des sexes chez le *Cannabis sativa* et le *Rumex acetosa*, par A. **Sprecher** 255
Rapports anatomiques du genre *Arfeuillea*, par A. **Le Renard** 353

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à IV. — Cultures de Mousses.
Figures dans le texte 1 à 47. — Énergie assimilatrice.
Figures dans le texte 1 à 10. — Cultures de Mousses.
Figures dans le texte 1 à 4. — Structure du genre Cotylédon.
Figures dans le texte 1 à 18. — Structure du bourgeon de Cordaïte.
Figures dans le texte 1 à 6. — Variabilité des sexes.
Figures dans le texte 1 à 12. — Anatomie du genre *Arfeuillea*.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Dauphiné (A.). — Description anatomique de quelques espèces du genre Cotylédon 225
Le Renard (A.). — Rapports anatomiques du genre *Arfeuillea* 353
Lignier (O.). — Différenciation des tissus dans le bourgeon végétatif du *Cordaites ligulatus* 233
Rosé (E.). — Énergie assimilatrice chez les plantes cultivées sous divers éclairements 1
Servettaz (C.). — Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés 111
Sprecher (A.). — Recherches sur la variabilité des sexes dans le *Cannabis sativa* et le *Rumex acetosa* 255

3854-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

26 AUG 1913